Band 39, Heft 1 April 1956

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

COMMONWEALTH INST. ENTOMOLOGY LIBRARY - 4 MAY 1956 Eu.270 SEPARATE

Begründet von K. ESCHERICH

HERAUSGEGEBEN VON

W. ZWÖLFER
Dr. rer. nat., o. ö. Professor für angewandte Zoologie an der Universität München

Mit 79 Abbildungen

1956
PAUL PAREY IN BERLIN UND HAMBURG

Z. ang. Ent. Bd. 39 Heft 1 S. 1—128 Bln. 1956

Inhalt

Originalaufsätze

Beiträge zur Autökologie der Veilchenblattrollmücke (*Dasyneura affinis* Kieff.). Von Dora Godan, Berlin. Mit 8 Abbildungen 1

Fraßbilder von Blattminierern an Obstbäumen und verwandten Ziergehölzen. Von Wilhelm Berg. Mit 12 Abbildungen 20

Die Entwicklungsdauer der Baumwollwanze *Dysdercus fasciatus* Sign. (*Heteropt. Pyrrhocoridae*) in Abhängigkeit von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Von Werner Ensslin, Tübingen. Mit 3 Abbildungen 28

Scolytidae (*Col.*) an *Pinus*-Arten in Mittelamerika. I. Das Genus *Ips* De Geer. Von F. Schwerdtfeger, Göttingen. Mit 28 Abbildungen 34

Untersuchungen über *Ips typographus* L. und seine Umwelt. Von Heinrich E. Wichmann, Hebertshausen-München 58

The predator complex of the white-fir woolly aphids (Genus *Dreyfusia, Adelgidae*). by Hubert Pschorn-Walcher and Helmut Zwölfer. With 4 figures . . . 63

Zur Biologie, Ökologie und zum Massenwechsel des Buchenpracht-Käfers (*Agrilus viridis* L.). Von Hellmut Heering, Vaduz. Mit 11 Abbildungen 76

Beiträge zur Kenntnis der Ernährungsorgane und Ernährungsbiologie der Termiten. 1. Mitteilung. Von Hans Schmidt, Reinbek. Mit 10 Abbildungen . . 115

Referate

Einzelreferate 126

Schriftleitung: Professor Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52, Gartengeb. Manuskripte sind nur an den Herrn Herausgeber zu schicken.

Honorierung: Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Bei Abbildungen und Tabellen wird gebeten, sich auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Arbeit ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse anzufügen. Die Titel zitierter Zeitschriften sind nach den internationalen Regeln zu kürzen. Das Honorar beträgt je Bogen 40,— DM, mehr als 3 Bogen werden nicht honoriert. Der von Abbildungen und Tabellen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen und Buchbesprechungen werden nicht honoriert.

Erscheinungsweise: Jährlich erscheinen etwa 6—8 Hefte, von denen 4 einen Band bilden. Jedes Heft hat einen Umfang von 7 bis 8 Druckbogen. Das Abonnement verpflichtet zum Bezug eines ganzen Bandes. Es verlängert sich jeweils, falls nicht spätestens unverzüglich nach Eingang der letzten Lieferung des berechneten Bandes Abbestellung erfolgt.

Sonderabdrucke: Von Originalaufsätzen werden auf Wunsch 20 Sonderabdrucke kostenlos zur Verfügung gestellt, von Doktorarbeiten 50. Mehrbedarf kann gegen Berechnung geliefert werden.

Abonnementspreis dieses Heftes 28,80 DM **Einzelpreis 31,70 DM**

Aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für physiologische Zoologie, Berlin-Dahlem

Beiträge zur Autökologie der Veilchenblattrollmücke (*Dasyneura affinis* Kieff.)

Von

DORA GODAN, Berlin

Mit 8 Abbildungen

Das Verbreitungsgebiet der Veilchenblattrollmücke, *Dasyneura affinis* Kieff. erstreckt sich über Europa und Nordafrika. Ihre Dauerschadgebiete waren bisher auf Südfrankreich und Italien beschränkt, welche als Zentren der Veilchenkultur bekannt sind. In Deutschland trat diese Gallmücke zunächst nur vereinzelt auf, ohne nennenswerten Schaden zu verursachen (PAPE 1939). Seit dem Jahre 1950 kam es aber zu einer Massenvermehrung, die sich über große Gebiete ausgedehnt und im Erwerbsgartenbau zu schweren Verlusten geführt hat, so daß in einigen Gegenden der traditionelle Veilchenanbau eingestellt werden mußte (BOLLOW 1952; FRANZ 1952; HASE 1952; BÖHM 1952, 1954; BAAS 1953 u. a.).

Während nach RÜBSAAMEN und HEDICKE (1925—39) nur *Viola silvatica* befallen wird, nennen BARNES (1948) und HENNIG (1953) acht *Viola*-Arten als Wirtspflanzen. Durch Umfrage bei den deutschen Pflanzenschutzämtern wurde festgestellt, daß in unserem Schadgebiet[1]) ausschließlich *Viola odorata* mit *Dasyneura*-Gallen besetzt ist. Auch in Österreich beschränkt sich der gegenwärtige Massenbefall auf diese Violacee (BÖHM).

Dank der Überlassung von ERP-Mitteln war es möglich, einige der Faktoren zu untersuchen, welche zu der Massenvermehrung der Veilchenblattrollmücke geführt haben.

Dasyneura (Perrisia) affinis Kieff., zu der nach HENNIG vermutlich auch *D. violae* F. Loew als Synonym zu stellen ist, wurde im deutschen Schrifttum durch HASE unter dem Namen Veilchenblattrollmücke bekannt; im englischen Sprachraum wird sie als „Violet Leaf Midge" bezeichnet.

Das Schadbild besteht in einer Rollung der wulstig aufgetriebenen Blätter (Abb. 1). Bei starker Vergallung geht die Pflanze zugrunde. Nicht zu verwechseln mit *D. affinis* ist die Art *Phytophaga violicola* Coqu., welche in Nordamerika verbreitet ist und ebenfalls Blattgallen an Veilchen hervorruft.

I. Imaginalstadium und Legetätigkeit

Das Männchen der Veilchenblattrollmücke ist an dem paarigen Klammerorgan, dem Hypopyg, zu erkennen. Der Hinterleib des Weibchens endet

[1]) Auch an dieser Stelle sei den Herren Prof. Blunck-Pech und O.R.R. Dr. Bremer-Lauvenburg für Materialüberlassung gedankt.

Abb. 1. Durch die Veilchenblattrollmücke *(Dasyneura affinis* Kieff.*)* vergallte Veilchenpflanze *(Viola odorata* L.*)*; natürl. Größe

in eine ausstülpbare Legeröhre, welche an der Spitze mit Tasthaaren versehen, weich und biegsam und keineswegs in der Lage ist, das Pflanzengewebe zu durchbohren, wie den Gallmückenweibchen häufig nachgesagt wird.

In unseren Versuchsreihen schlüpften die Gallmücken vorwiegend am frühen Morgen. Die Kopulation erfolgte bald, und nach wenigen Stunden bereits wurden die Eier abgesetzt. Männchen und Weibchen waren annähernd in gleicher Anzahl vertreten. Bei einer Gesamtmenge von 698 Tieren war das Zahlenverhältnis der Männchen zu den Weibchen wie 1 : 1,3.

Abb. 2.
Eier der Veilchenblattrollmücke *(Dasyneura affinis* Kieff.*)* an der Hüllblatt-Innenseite eines Veilchentriebes; natürl. Eigröße etwa 0,3 mm

Die etwa 0,3 mm großen, länglichen, weißen Eier werden am Veilchentrieb lose zwischen die Hüllblätter des jüngsten Herzblattes oder in die eingerollten Ränder des nächstälteren Blattes abgesetzt; bei hoher Luftfeuchtigkeit auch am Stengel oder an den Spreitengrund etwas älterer Blätter. Das Gelege besteht aus 25 bis 30 (maximal 50) Eiern, meist längsseits aneinandergereiht (Abb. 2).

Zur Klärung der Frage einer parthenogenetischen Entwicklung bei *Dasyneura affinis* wurden 100 aus Gallen präparierte Kokons mit Puppen unter optimalen Klimabedingungen einzeln gehalten. Nur wenige Weib-

chen legten Eier ab, in Gruppen von 5—21 Stück entweder normal an Veilchentriebe oder auf den Boden der Versuchsgefäße. Eine Entwicklung dieser Eier wurde nicht beobachtet. Damit wurden die Ergebnisse von COUDERC (1933) bestätigt, nach denen eine Parthenogenese bei *D. affinis* ausgeschlossen ist.

Da in unseren Untersuchungen über die optimalen Umweltsbedingungen auch die Anzahl der Eier je Weibchen herangezogen wurde, war es notwendig, Unterlagen über die absoluten Eizahlen zu erhalten. Nach COLIZZA (1928) werden je Weibchen 40—50 Eier abgelegt. Durch Präparation einiger Gallmücken stellten wir fest, daß sich bis zu 112 ausgereifte Eier im weiblichen Abdomen befinden können. Jedoch sterben die Tiere meist vor Ablage dieser Menge ab. Als Maximum wurde in den weiter unten beschriebenen Versuchen unter optimalen Bedingungen eine Menge von insgesamt 98 Eiern von einem Weibchen abgelegt.

Um einen Überblick über die optimalen Lebensbedingungen zu erhalten, die eine Massenentwicklung des Schädlings begünstigen, wurde der Einfluß abiotischer Umweltsfaktoren auf Lebensdauer der Imagines, Legetätigkeit der Weibchen und Entwicklungsdauer der Eier an insgesamt 289 Weibchen und 10 395 während der Beobachtungen abgelegten Eiern untersucht. Da die Männchen nur wenige Stunden leben und noch am Schlüpftage zugrunde gehen, wurden sie nicht mit in die Versuchsreihen einbezogen.

Die Gallmücken besitzen infolge ihrer Dünnhäutigkeit und schlanken grazilen Gestalt im Verhältnis zu ihrem Körpervolumen eine außergewöhnlich große Oberfläche, die eine starke Reaktion auf schwankende Feuchtigkeitsverhältnisse erwarten läßt. Der Einfluß der rel. Luftfeuchtigkeit (r. LF) wurde bei einer Temperatur von 20° C in Zwölferschalen mit Gruppen zu 5 (seltener 3) Weibchen beobachtet. In täglichen Kontrollen wurde der Tod der Versuchstiere und die Zahl der abgelegten Eier registriert. Es erwies sich als notwendig, die Veilchentriebe täglich zu erneuern, so daß die Werte für die r. LF in den Versuchsreihen während kurzer Zeit gewissen Schwankungen unterworfen waren, die exakt nicht näher bestimmt werden konnten. Da aber die während der kurzen Unterbrechungen zuströmende Luft 40% r. LF betrug, so sind die erhaltenen Werte unter 40% r. LF um weniges zu hoch, während die darüberliegenden eher zu niedrig sind.

Erwartungsgemäß zeigten die Versuche, daß die Lebensdauer der Weibchen direkt proportional mit steigender r. LF zunahm (Abb. 3). Sie betrug

bei 20%—56% r. LF 24 Stunden im Mittel und 72 Std. im Maximum
bei 75%—95% r. LF 48 Stunden im Mittel und 168 Std. im Maximum.

Nach diesen Ergebnissen kann ein Wert von 86% bis 95% r. LF als optimal für die Weibchen von *Dasyneura affinis* angesehen werden.

Den Einfluß der r. LF auf die Legetätigkeit der Weibchen zeigt Tab. 1, in der die Anzahl der Eier zusammengestellt wurde, welche die Weibchen bei den verschiedenen r. LF-Werten abgelegt haben.

Unter Berücksichtigung der oben erwähnten Einschränkungen müssen wir feststellen, daß im Bereich der niedrigen r. LF-Werte keine nennenswerten Unterschiede in der Eimenge bestehen. Erst bei 95% r. LF macht sich die längere Lebensdauer bemerkbar, so daß hier im Mittel 44 Eier, im

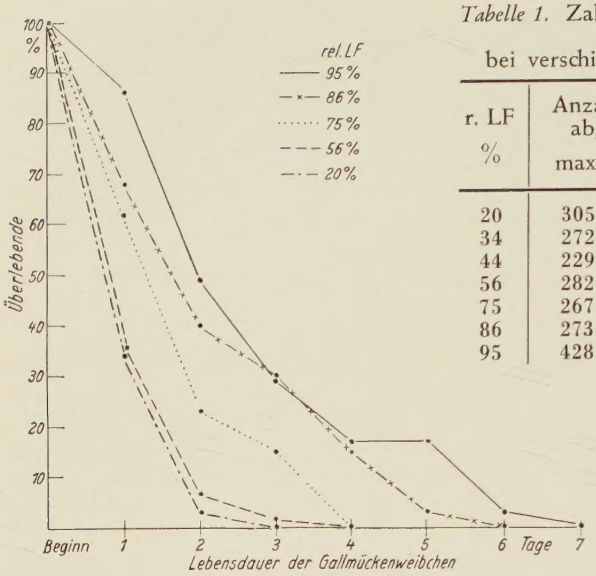

Abb. 3. Beziehung zwischen rel. Luftfeuchtigkeit und Lebensdauer der Weibchen von *Dasyneura affinis*; Prozentsatz der an den jeweiligen Versuchstagen überlebenden Tiere

Tabelle 1. Zahl der von ***Dasyneura affinis*** abgelegten Eier bei verschiedener rel. Luftfeuchtigkeit

r. LF %	Anzahl der pro 5 ♀ abgelegten Eier		Anzahl der Schalen
	max.	Mittelwert	
20	305	174,4	7
34	272	162,0	7
44	229	153,6	8
56	282	193,4	9
75	267	172,7	8
86	273	168,3	8
95	428	220,8	7

Maximum 84 Eier je Weibchen festgestellt wurden. Jedoch sind diese Unterschiede nicht so erheblich, wie man bei der ungewöhnlichen Verlängerung der Lebensdauer hätte erwarten können, denn es wurde sogar bei dem niedrigsten r. LF-Wert ein Maximum von 61 Eiern je Weibchen erzielt. Diese Ergebnisse liefern eine Erklärung dafür, daß selbst bei außergewöhnlicher Trockenheit, wie sie im kontinentalen Klimabereich zuweilen beobachtet wird, eine hinreichende Eiablage erfolgt.

Bei der Untersuchung der Lebenserwartung der Eier in Abhängigkeit von der rel. Luftfeuchtigkeit trat noch ein anderer wichtiger ökologischer Faktor in Erscheinung, welchem für das Infektionsproblem wohl die größte Bedeutung zukommt. Während wir in den Zwölferschalen die Feuchtigkeit des Gesamtluftraumes entscheidend beeinflussen, behalten einige von Pflanzenorganen umgebene Lufträume ein konstantes Mikroklima bei. Wurden die Eier an den Hüllblättern des Triebes oder am Stengel abgesetzt, so starben sie bei einer r. LF von 20%, 34% und 56% stets ab. Erfolgte die Eiablage jedoch in die Herzblattrollen, so schlüpften die Eilarven (Larvula) bei den genannten r. LF-Werten. Bei einer r. LF von 86%—95% jedoch entwickelten sich sämtliche Eier weiter ganz gleich, an welchem Ort sie abgelegt worden waren. Somit gibt der Innenraum des eingerollten Herzblattes den Larven hinreichenden Schutz gegen Austrocknung, da er ihnen ein günstiges, von den Umweltsbedingungen unabhängiges, Mikroklima sichert. Diese Tatsache weist neue Wege für die Untersuchung des Resistenzproblems. Noch nicht abgeschlossene Arbeiten haben gezeigt, daß unter den bei uns herrschenden klimatischen Bedingungen von den vielen *Viola*-Arten nur *V. odorata* der Veilchenblattrollmücke günstige Entwicklungsbedingungen zu bieten vermag.

In gleicher Weise wurde auch der Einfluß verschiedener Temperaturen bei optimaler r. LF (90%) unter Verwendung von 116 Weibchen beobachtet. Die einzelnen Werte sind aus Tab. 2 zu entnehmen. Die Gallmücken wurden einzeln in wassergefüllten Zwölferschalen mit Veilchen-

trieben in Kälte- bzw. Wärmekammern gehalten. Schalen und Triebe wurden täglich auf tote Tiere und abgelegte Eier kontrolliert.

Tabelle 2. Temperatureinfluß auf Legetätigkeit, Lebensdauer und Eientwicklung von ***Dasyneura affinis***

Temperatur °C	Legebereitschaft %	Eizahl max.	Eizahl Mittelw.	Lebensdauer der Weibchen Tage	Entwicklungsdauer der Eier Tage
10°	23	75	37	5—10	23—25
20°	85	84	45	1— 7	6— 8
30°	81	92	45	1— 3	3— 5

Die Lebensdauer der Weibchen wird mit steigenden Temperaturen kürzer, während die Zahl der von ihnen abgelegten Eier direkt proportional der Temperaturerhöhung anwächst.

Die Bedeutung der Wärme für den Massenwechsel der Veilchenblattrollmücke läßt sich am besten beurteilen, wenn man die Legebereitschaft der Weibchen bei verschiedenen Temperaturstufen vergleicht. Die Zahl der Eier ablegenden Weibchen blieb innerhalb der einzelnen Temperaturgrade konstant. Der Prozentsatz der Weibchen, die bei der betreffenden Versuchsgruppe Eier abgelegt hatten, wurde als Vergleichswert für die Legebereitschaft genommen. Es ist natürlich, daß diese Zahl auch durch die Aktivität der Männchen beeinflußt wird, wie die mit fallenden Temperaturen geringere Kopulationsbereitschaft zeigt. Bei tiefer Temperatur steigt die Zahl der unbefruchteten Weibchen an und führt, wenn auch nicht im gleichen Verhältnis zu einer Abnahme der Legebereitschaft. Ihr günstigster Wert wurde bei 20°—30° C gefunden. In gleichem Bereich liegt auch die kürzeste Dauer für die Embryonalentwicklung der Eier. Die Temperaturen von 20°—30° C bieten daher die besten Voraussetzungen für eine schnelle Zunahme der Populationsdichte, wie auch die Erfahrung lehrt.

Da in der Literatur Beschattung der Veilchenkulturen als vorbeugendes Mittel gegen *Dasyneura*-Befall empfohlen wird, prüften wir auch den Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die Lebensdauer der Weibchen und auf deren Legetätigkeit. Zwei Weibchen-Gruppen wurden bei einer r. LF von 95% folgenden Versuchsbedingungen unterworfen. Während die eine Gruppe in ständiger Dunkelheit gehalten wurde, unterlag die

Tabelle 3. Einfluß von Licht und Dunkelheit auf Legetätigkeit und Lebensdauer von ***Dasyneura affinis***

Haltung d. Weibchen bei		Gesamtzahl d. Weibchen	Legebereitschaft %	Eimenge max.	Eimenge Mittelw.	Durchschn. Lebensd. d. Weibchen
10° C	Tag-u. Nacht-Rhythmus	25	64	75	37	7 Tage
	ständiger Dunkelheit	24	4	3	3	2 Tage
30° C	Tag-u. Nacht-Rhythmus	16	81	92	45	2 Tage
	ständiger Dunkelheit	17	29	30	6	2 Tage

andere dem normalen Tag- und Nacht-Rhythmus, unter dem auch die Ergebnisse der bereits geschilderten Feuchtigkeits- und Temperaturversuche gewonnen wurden. In den wassergefüllten und mit einem Veilchentrieb besetzten Zwölferschalen befand sich immer nur eine Gallmücke. Der Tag- und Nacht-Rhythmus in der Kältekammer bzw. dem Brutschrank wurde durch Ein- und Ausschalten von Tageslichtleuchten je nach der Tageslänge in mehrstündigem Abstand nachgeahmt.

Wie die Tab. 3 zeigt, nimmt in der Dunkelheit die Legebereitschaft ab; außerdem verkürzt sich die Lebensdauer der Weibchen bei niederer Temperatur. Bemerkenswert ist die besonders bei tiefer Temperatur deutlich werdende außerordentliche Herabsetzung der Eimenge. Absolute Dunkelheit wirkt daher hemmend auf die Populationsdynamik.

II. Larven- und Puppenstadium

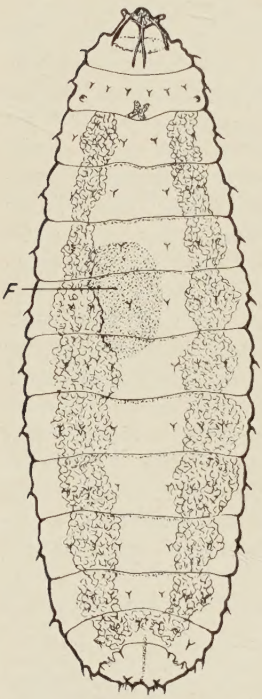

Abb. 4. Junglarve der Veilchenblattrollmücke (*Dasyneura affinis* Kieff.); dorsal; F: roter Fleck; natürl. Größe etwa 0,5 mm

Die Veilchenblattrollmücke macht während ihrer Larvenentwicklung vier Häutungen durch (COUDERC 1933). Die 1/2 mm lange Junglarve (Larvula) ist an dem roten Fleck in der Körpermitte zu erkennen, welcher schon bei dem reifen Ei ausgebildet wird (Abb. 4). Die mittleren Larvenstadien sind schwer zu bestimmen. Der Fettkörper an den Seiten der Larve vergrößert sich bis zur Reife außerordentlich. Es können infolge der starken Variabilität der Größenverhältnisse jedoch keine absoluten Zahlen über die Länge der einzelnen Larvenstadien gegeben werden.

Die reifen etwa 2 mm langen Larven, deren Farbe sich von Weiß nach Orange verändert hat, besitzen als charakteristisches Merkmal ventralwärts am 1. Thorakalsegment eine *Spatula* (Brustgräte). Die Papillenanordnung und Chaetotaxie der Larven entspricht dem *Dasyneura* (Subfam. *Oligotrophinae*) Typus (HENNIG 1948). Die reife Larve spinnt zur Verpuppung einen weißen, eiförmigen Kokon.

Die Galle ist innen und außen von einem dichten Haarrasen überzogen. An der Innenwand der Galle sind die Haare groß, breit und saftig. Da der Haarbesatz stets dort, wo sich die Larven befinden, bis auf kleine Stümpfe vermindert ist oder sogar völlig fehlt, wird angenommen, daß er den Larven als Nahrung dient. Wie die nekrotischen Veränderungen des Gallengewebes um die Kokons herum zeigen, haben die Larven auch die Epidermis angegriffen.

Die reife Larve spinnt innerhalb der Galle vor der Verpuppung einen Kokon aus einem dichten, festen Gespinst, in dem auch die Herbstgeneration als Larve überwintert. Das Puppenstadium dauert nur 10—12 Tage. Kurz vor dem Schlüpfen der Imago verläßt die fertige Puppe den Kokon und kriecht an den Gallenrand, um der Imago das Verlassen der Galle zu erleichtern (Abb. 5).

Abb. 5. Galle der Veilchenblattrollmücke *(Dasyneura affinis* Kieff.) mit leeren Puppenhäuten; Verg. 6fach

An der befallenen Veilchenpflanze lassen sich je nach der Lage zwei Arten von Gallen unterscheiden, wie sie auch COUDERC ausdrücklich erwähnt und treffend mit „galles du centre" und „galles de la periphérie" bezeichnet. Erstere, die wir als „Triebgallen" bezeichnen, sind meist größer und sitzen der Triebspitze dicht auf, während die anderen, im folgenden „Blattgallen" genannt, an stielhohen Blättern angetroffen werden. Ihre Entstehung richtet sich nach dem Entwicklungsalter, welches das Blatt zur Zeit des Festsetzens der Eilarve gerade besaß. Die ersten Anzeichen der Vergallung werden etwa 10 Tage nach dem Besetzen der Pflanzen mit Gallmückenweibchen sichtbar. Das lose abgelegte Ei verhält sich gegenüber dem Gewebe der Wirtspflanze noch völlig indifferent. Erst die Eilarve beeinflußt das Gewebe zur Gallbildung. Sie wandert in die Randrollen des Herzblattes oder wenig älterer Blätter ein.

Unsere Beobachtungen konnten die Angaben von CLAUSEN (1950) bestätigen, nach denen die Eilarven die Entstehung der Gallen verursachen. Der von diesen ausgehende Reiz führt zur Gewebeschwellung und im betroffenen Leitbündelbereich zur Diffusionserhöhung für Nährstoffe und Wasser in das umgebende Gallenparenchym. Die eingerollten Ränder des Blattes verdicken sich dermaßen, daß ihre Entrollung wie bei einem normalen Blatt nicht mehr möglich ist.

Das Blattalter spielt für die Anfälligkeit gegenüber dem Gallmückenbefall insofern eine Rolle, als nur junge oder wenig ältere, aber noch eingerollte Blätter Gallen bilden. Erfolgte eine Eiablage an die Spreitenbasis bereits entrollter Blätter, so vertrockneten meist die Eilarven. Wurden aber die Eilarven vor dem Vertrocknen durch eine feuchte Kammer geschützt, so unterblieb dennoch jede Gallbildung. Die Disposition zur Gallbildung schwindet vermutlich mit dem physiologischen Alter des Blattes.

Um Einblick in die Beziehungen von Gallenwachstum und Gallinsekt zu erhalten, wurden jeden zweiten Tag Länge und Breite von 38 Gallen bis zum Schlüpfen der ersten Imagines bestimmt. Da die Triebgallen zu Beginn ihrer Entwicklung tief zwischen den Hüllblättern stecken und nur schwer zu erkennen sind, konnte ihr Wachstum nicht von Beginn

an verfolgt werden. Die Messungen wurden erst vorgenommen, nachdem die Gallen bereits eine Länge von 5—7 mm erreicht hatten. Das Alter der Metamorphosestadien der Gallmücken wurde auf folgende Weise ermittelt. Außer den für die Messungen verwendeten Töpfen *(Viola odorata)* wurden Veilchen mit gleichem Infektionsdatum gehalten, deren Gallen zunächst in dreitägigem, später in acht- bis zehntägigem Abstand präpariert und auf Larvenstadium und Larvenanzahl kontrolliert wurden. Bis zum Schlüpfen der Imagines erreichten die Triebgallen eine Länge von 20—30 mm, Blattgallen dagegen nur 15—20 mm. Die Gesamtgrößenverhältnisse sind infolge der individuellen Wuchsfreudigkeit der Pflanzen und der Zahl der vorhandenen Larven großen Schwankungen unterworfen. Um aber die durch die verschiedenen Metamorphosestadien angeregten Wachstumsintensitäten miteinander vergleichen zu können, wurde die zwischen den Kontrolltagen liegende Größenzunahme bestimmt (Messungen im Abstand

Tabelle 4. Intensität des Gallenwachstums in Abhängigkeit von den einzelnen Metamorphosestadien der Gallmücke *(Dasyneura affinis)*

	Gallenzuwachswerte (innerhalb von 2 Tagen)			
	Junglarven	mittl. Larven	reife Larven	Kokons (Puppe)
Triebgallen				
Länge	1,5-7,0 mm	0,2-5,0 mm	0,0-4,0 mm	0 mm
Breite	0,2-1,9 mm	0,5-1,9 mm	0,0-2,0 mm	0 mm
Blattgallen				
Länge	1,5-6,0 mm	1,0-5,0 mm	0,0-3,0 mm	0 mm
Breite	0,3-0,8 mm	0,3-1,4 mm	0,1-0,6 mm	0 mm

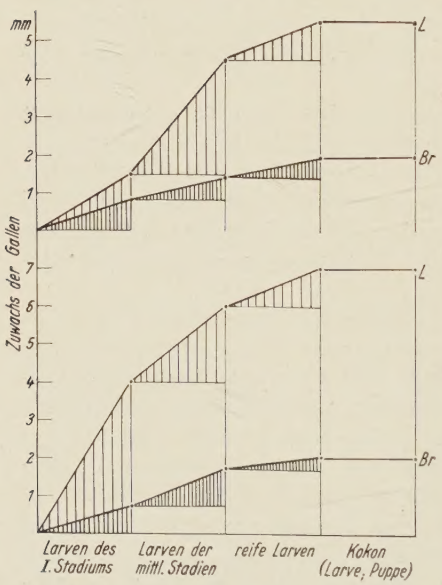

Abb. 6. Abhängigkeit des Gallenwachstums vom Alter der Gallmückenlarven *(Dasyneura affinis)* bei Triebgalle (a) und Blattgalle (b); L: Zuwachs an Länge und Br: Zuwachs an Breite

von je 2 Tagen). In Tab. 4 und Abb. 6 ist diese Größe als „Gallenzuwachswert" bezeichnet. Aus ihm ist zu ersehen, daß die Stoffwechselprodukte der ersten bis mittleren Larvenstadien am stärksten das Gallenwachstum anregen. Es wird mit zunehmendem Alter der Larven geringer und hört nach Fertigstellung der Kokons auf. In diesen sind Larven und Puppen vom Gallenraum abgeschlossen und geben keine Stoffe mehr ab, die einen Einfluß auf das Wachstum ausüben können.

Bereits CLAUSEN hatte den Nachweis erbracht, daß junge *Dasyneura*-Larven einen das Pflanzenwachstum beeinflussenden Stoff enthalten. Bei Anwendung von Pasten aus Eiern, reifen Larven und Puppen, die wir in zahlreichen eignen Versuchen verwandten, wurden dagegen keine Reaktionen bei Triebspitzen, Herzblatt und Blattunterseite von *V. odorata*,

Triebspitzen von Blumenkohl und Rapsblattparenchym beobachtet. Beide Befunde ergänzen die durch Messung des Gallenwachstums erhaltenen Untersuchungsergebnisse. Sie berechtigen auch zu der Annahme, daß die das Gallenwachstum fördernden Stoffe bei der Nahrungsaufnahme aus der Pflanze aufgenommen und in der Larve angereichert oder aktiviert werden. Bei der Defäkation werden sie mit abgegeben und wirken dann auf die Pflanze ein. Über die Natur dieser Stoffe können aber noch keine Aussagen gemacht werden. In zahlreichen Arbeiten wurden ähnliche Stoffe bei anderen Gallinsekten nachgewiesen, die teils als Enzyme, teils als Wuchsstoffe angesehen werden (Boysen-Jensen 1948, 1952; Duspiva 1954; Kloft 1951; Küster 1953; Cambar 1953; Nolte 1954 u. a.).

Im Verlaufe der Untersuchungen über das Gallenwachstum konnten wir mit dem Alter der Galle eine zunehmende Verfärbung des Gallengewebes durch Anthocyanbildung feststellen. Da diese mit dem Beginn einer Hitzeperiode zusammenfiel, wurde zunächst die Temperaturerhöhung als Ursache angenommen. Später stellte sich heraus, daß die Färbung der Galle wieder zurückging, sobald die Larven sich in die Kokons eingesponnen hatten. Da die Anthocyanfärbung als Ausdruck erhöhter Atmung und Stoffwechseltätigkeit des Pflanzengewebes angesehen wird (Eberhardt 1954), kann mit Recht angenommen werden, daß mit steigender Intensität dieser Prozesse auch die Anthocyanbildung der Galle zunimmt. Eingehende Beobachtungen führten zu dem Ergebnis, daß diese Verfärbung sich mit fortschreitendem Entwicklungsstadium der Gallmückenlarven änderte. Zu Beginn der Gallenentwicklung bis zu einem Alter von etwa 2 Tagen, solange also noch Eilarven vorhanden sind, wird keine oder nur schwache Anthocyanbildung festgestellt. Die junge Galle ist auch häufig chlorotisch. Mit zunehmendem Alter der Larven geht die Färbung in ein mittleres bis starkes Rot über. Sobald die Kokonbildung eingesetzt hat, wird die Farbtönung der Galle wieder schwächer und verschwindet gänzlich.

Damit konnte ein weiterer Beweis für die oben angeführten Befunde geliefert werden, daß die Stoffwechselprodukte der Larvenstadien das Gallengewebe zu erhöhter physiologischer Tätigkeit anregen. Ähnliche Beziehungen wurden in Untersuchungen über die Buchengallmücke, *Hartigiola annulipes* Htg., gefunden, über die an anderer Stelle berichtet wird. Die auf der Blattspreite sitzende, wie ein Haarbüschel aussehende Galle dieser Cecidomyide wächst nur dann zur Beutelgalle aus, wenn die immer nur einzeln vorhandene Larve gesund geblieben ist. Wird diese aber während der Gallenentwicklung krank und entwickelt sich nicht weiter oder stirbt sie, so bleibt die Galle im Haarbüschelstadium stehen. Dasselbe gilt für die im Versuch abgetöteten jungen Larven.

Eine Beziehung zwischen Gallengröße und Anzahl der in einer *Dasyneura*-Galle lebenden Larven ist nur an den ausgewachsenen, nicht aber an den noch jungen Gallen festzustellen. Junge, nur wenige Larven enthaltende Gallen können nach unseren Beobachtungen u. U. größer sein und schneller wachsen als junge Gallen mit zahlreichen Larven. Ist aber das Wachstum der Gallen abgeschlossen, so zeigen sich beachtliche Größenunterschiede. Für Gallen mit 1—5 Bewohnern wurde eine Breite von 3,5 mm und eine Länge von 15 mm als Mittelwert gemessen und für Gallen

mit 25 Larven dagegen eine Breite von 5,1 mm und eine Länge von 25 mm im Mittel.

III. Massenwechsel und Generationsfolge

Die erhebliche Zunahme der Gallmückenschäden in den letzten Jahren, die gerade im Berliner Raum bis zu etwa 30% die Veilchenbestände befallen und damit für den Zierpflanzenhandel unbrauchbar gemacht haben, veranlaßte uns, die Schwankungen der Populationsdichte in einem geschlossenen Veilchenbestand eingehend zu verfolgen und den Einfluß klimatischer Faktoren auf die Vergallung zahlenmäßig zu erfassen. Außerdem wurden über Art und Zahl der auftretenden Parasiten der Veilchenblattrollmücke Untersuchungen durchgeführt, die Aufschluß darüber geben sollten, in welchem Ausmaß die Parasiten den Massenwechsel dieses Schädlings beeinflussen.

Die reifen Larven der Wintergeneration sind den Unbilden der Witterung am stärksten ausgesetzt. In Kokons eingesponnen, überwintern die Larven in den absterbenden Blattgallen und sind dabei fast die Hälfte ihres Lebens den Einflüssen stauender Nässe und tiefer Temperaturen ausgesetzt. Zum Studium der Wirkung stauender Nässe auf die Larven wurden aus den Gallen isolierte Kokons bei einer Temperatur von 20° C mehrere Tage lang unter Wasser gehalten. Nach 10 Tagen überlebten 87% der Kokonlarven, aus denen sämtlich Mücken schlüpften, und nach 30 Tagen Tauchdauer waren immer noch 61% am Leben. Im Vergleich hierzu waren reife Larven, die den Kokon noch nicht vollendet hatten, nach 9 Tagen gestorben. Ein die Larve umhüllender Luftraum, der durch den Kokon fest abgeschlossen ist, verhindert das Eindringen des Wassers und bietet selbst unter diesen extremen Verhältnissen noch genügenden Schutz. Da im Freien der Kokon außerdem noch in der Galle eingebettet liegt, ist die Larve hinreichend gegen Nässe gesichert.

Tabelle 5. Einfluß tiefer Temperaturen auf Larven von ***Dasyneura affinis***; Prozent der überlebenden Larven

Temperatur	Larven	Einwirkungsdauer Tage 1	3	4	5	6
—10,6°C bis —12,8° C	ohne Kokon	—	3%	—	0%	—
	mit Kokon	—	88%	—	70%	—
—20° C bis —23° C	ohne Kokon	—	—	0%	—	0%
	mit Kokon	87%	—	80%	—	57%

Tabelle 6. Larvenbefund von ***Dasyneura affinis*** in überwinterten Veilchengallen

	Gesamtzahl der Larven	Larvenbefund tot	parasitiert	überlebend
Botanischer Garten, Berlin	689	25%	12%	62%
Versuchsfeld Dahlem	652	18%	3%	78%
Lauvenburg	263	53%	2%	46%

Der Einfluß tiefer Temperaturen wurde bei 795 Larven untersucht, die mehrere Tage in Glasgefäßen im Kälteschrank (70% r. LF) gehalten wurden (Tab. 5).

Wie die Tabelle erkennen läßt, sind die Larven gegenüber tiefen Temperaturen erheblich empfindlicher als gegen Nässe. Auch der Kokon vermag ihnen nicht viel Schutz dabei zu bieten.

Im Frühjahr 1953 und 1954 wurden Gallen

aus Veilchenkulturen eingetragen und durch Auszählungen der Prozentsatz der überlebenden Larven bestimmt (Tab. 6).

Der hohe Totenfall des Lauvenburger Materials ist sicherlich durch den Bahntransport, welcher im Januar erfolgte, verursacht worden.

Die Zahlen lassen erkennen, daß durch Witterungseinflüsse nahezu 20% bis 50% des Larvenbestandes vernichtet werden. Vergleichen wir diese Werte mit dem im Laboratorium beobachteten Ausfall durch Nässe und Temperatur, so müssen wir feststellen, daß die Bestandsreduktion wahrscheinlich nur durch die tiefen Temperaturen bedingt ist. Im Winter 1953/1954 wurden im Dahlemer Beobachtungsgebiet 32 Tage mit Temperaturen von —10° C und tiefer am Boden gemessen. Der Ausfall der Larven im Veilchenbestand des Botanischen Gartens betrug 38%, war also wenig höher, als nach einer fünftägigen Temperatureinwirkung von —10° C bis —13° C zu erwarten war. Demnach bietet auch die Blattgalle noch einen erheblichen Schutz gegen die Temperatureinflüsse, da sämtliche Larven, die am Seitenrand der Galle überwinterten, abgestorben waren. Ihr Prozentsatz war aber mit 3,5% nur sehr gering.

Während der Vegetationsperiode 1954 wurden die Bewegungen einer Gallmückenpopulation in mehreren Veilchenbeständen genau verfolgt, indem über fünf Monate in Abständen von 2—3 Wochen Zählungen der Gallen durchgeführt wurden. Es kam hierbei in erster Linie darauf

Abb. 7. Zunahme des Gallenbefalls bei Veilchenbeständen in Sonnen- und Schattenlage. Menge der bei den einzelnen Bonitierungen neu gezählten Gallen; weiße Säulen = 9 Veilchentuffe in Sonnenlage; schraffierte Säulen = 6 Bestände in Schattenlage

an, die Frage zu klären, ob die von der Praxis vertretene Ansicht zu Recht besteht, daß Veilchen an sonnigen Plätzen weniger Gallenbesatz aufweisen als an schattigen Orten. Die Bonitierungen wurden von April bis Oktober an mehreren Veilchen *(V. odorata)*-Beständen in Sonnen- und Schattenlage durchgeführt. Sie länger auszuüben, hatte keinen Sinn mehr, da infolge kühler Witterung kaum noch neue, jedenfalls das Endresultat nicht mehr wesentlich ändernde Gallen hinzukamen. Bei der Sonnenparzelle handelte es sich um eine aus 21 einzelnen Veilchentuffen bestehende dreijährige Parzelle, deren Winter-Gallen im Frühjahr bis auf wenige entfernt worden waren. Der Durchmesser der einzelnen Veilchentuffe lag zwischen 2 und 30 cm. Von den sechs, erst im April des Versuchsjahres angebauten und zu dieser Zeit befallsfreien Schattenbeständen befanden sich zwei in ständigem Schatten und vier im Halbschatten.

Abb. 7 zeigt die Anzahl der Gallen, um welche sich der Gallenbesatz bei den Sonnen- und Schattenpflanzen nach der jeweiligen Bonitierung vermehrt hat; es wurden nur diejenigen Pflanzen mit gleichem Gallenbefall zu Beginn der ersten Generation gegenübergestellt.

Besonnung beeinträchtigt keineswegs die Gallenzunahme, sondern es ist eher das Gegenteil festzustellen. Wenigstens gilt das für den mitteldeutschen Raum. Bei der intensiven heißen und austrocknenden Sonnenstrahlung im Mittelmeerklima mag die häufig erwähnte Tatsache des geringeren Gallenbesatzes besonnter Stellen zutreffen, wie auch unsere Versuche die vernichtende Wirkung extremer Trockenheit auf die Eier bewiesen haben.

Die Bonitierungen geben auch ein Bild von der Geschwindigkeit der Gallenzunahme in einem Veilchenbestand. Auch wenn nur wenige oder gar keine Gallen zu Beginn der 1. Generation vorhanden sind, so hatte im Herbst, am Ende des Jahres, also zu Beginn der 4. Generation, der Gallenbesatz doch allgemein stark zugenommen (vgl. Tab. 7 und 7a). Bemerkenswert deshalb, weil die Temperatur dieser Vegetationsperiode kühl und feucht besonders im Juli und August war und nach landläufiger Meinung für den Gallenmückenflug recht ungünstig gewesen sein mußte. Die täglichen Temperaturen am Boden unter Veilchenblättern schwankten bei der Sonnenparzelle

Mitte bis Ende Juni zwischen 9° und 41° C,
Anfang bis Mitte Juli zwischen 11° und 28,5° C,
Ende Juli zwischen 8° und 26,5° C,
Anfang bis Mitte August zwischen 11° und 33,5° C,
Ende August zwischen 11° und 35° C,
Anfang bis Mitte September zwischen 9° und 38,5° C,
Ende September zwischen 4° und 27° C,
Anfang bis Mitte Oktober zwischen 3° und 23° C.

Die Befallsziffer einer Pflanze zu Beginn der Vegetationsperiode ist aber wohl praktisch ohne Bedeutung für den Verlauf der Gallenentwicklung während der Vegetationsperiode (Tab. 7 und 7a).

Auch hier war keineswegs eine Benachteiligung der Sonnenveilchen im Gallenbesatz gegenüber den Schattenveilchen zu beobachten. Bei den Schattenparzellen sind sehr viele Triebe gallenfrei, während bei den Sonnenveilchen fast alle Triebe vergallt sind. Aus der Tabelle ersieht man außerdem, wie groß die Schwankungen im Gallenbesatz bei anfänglich gleich

hoher Gallenanzahl am Ende der jährlichen Vermehrung im Herbst sein können.

Abb. 8 vermittelt ein Bild von der Abhängigkeit des Gallenbesatzes vom Gallmückenflug im Verlauf der Generationsfolge eines Jahres. Jede Kurve stellt den Gallenbefall eines Veilchentuffes aus dem Sonnenbestande dar; von den 27 erhaltenen Kurven wurden der Übersichtlichkeit wegen nur acht ausgewählt.

Man sieht die plötzliche Zunahme des Gallenbesatzes nach jedem Mückenflug. Während im Sonnenbestand die Zahl der Gallen um das 8,9fache anstieg, betrug die Zunahme in einem Schattenbestand nur das 7fache. Da je Galle etwa 30 Larven gezählt wurden, so wird die Gesamtlarvenmenge von etwa 8000 auf 70 000 im Sonnen-, und von 1300 auf 9100 im Schattenversuch gestiegen sein. Auch aus dieser Darstellung geht hervor, daß in unserem Klima die Gallmückenpopulation keineswegs durch Besonnung vermindert wird, sondern sogar gegenüber den Schattenveilchen stärker anwächst.

Die Mückenflugzeiten entsprechen im großen und ganzen den von Baas für Hessen-Nassau genannten Terminen. Nachdem sich die überwinterten Larven im Frühjahr verpuppt haben, schlüpfen die Imagines Anfang bis Mitte April, seltener in den letzten Märztagen. Das Schlüpfen der Imagines der Veilchenblattrollmücke zieht sich über mehrere Tage hin, auch bei ein und derselben Galle. So konnte man bei isolierten Gallen das Schlüpfen der Mücken über einen Zeitraum von 6 bis 14 Tagen beobachten.

Infolge dieser Streuungen läßt sich das zeitliche Auftreten des Mückenfluges nicht genau bestimmen. Wie aus der Darstellung ersichtlich, liegen die Termine für den

Tabelle 7. Anzahl der Gallen und der vergallten Triebe an Veilchen in Sonnenlage

Sonnenbestand

Anzahl der Gallen je Pflanze		0	1	4		6	8	9	11	12	13	14		15			16	17	20	30
	Anfang Juni																			
	Mitte Oktober	42	59	55	66	84	97	68	96	149	82	115	116	63	76	98	191	163	113	106
Anzahl der Triebe derselben Pflanze	Ende Oktober	10	10	9	19	19	32	32	28	58	22	32	33	30	21	33	47	41	45	26
davon vergallte Triebe	Ende Oktober	60%	70%	100%	79%	100%	91%	97%	89%	98%	95%	94%	97%	83%	81%	88%	98%	93%	87%	88%

Tabelle 7a. Anzahl der Gallen und der vergallten Triebe an Veilchen in Schattenlage

Schattenbestand							
Anzahl der Gallen je Pflanze	Anfang Juni	5		6	7	9	13
	Mitte Oktober	38	96	45	76	44	27
Anzahl der Triebe desselben Bestandes	Ende Oktober	43	89	70	42	53	53
davon vergallte Triebe	Ende Oktober	42%	49%	16%	67	30%	13%

1. Mückenflug (der überwinterten Generation): Mitte bis Ende April,
2. Mückenflug (der 1. Generation im Jahre):Ende Juni,
3. Mückenflug (der 2. Generation im Jahre): Anfang bis Mitte August,
4. Mückenflug (der 3. Generation im Jahre): Ende September, Anfang Oktober.

Die beiden letzten Flugtermine traten bei unserem Gallmückenmaterial um einen halben Monat eher auf, als BAAS für sein Gebiet angegeben hat.

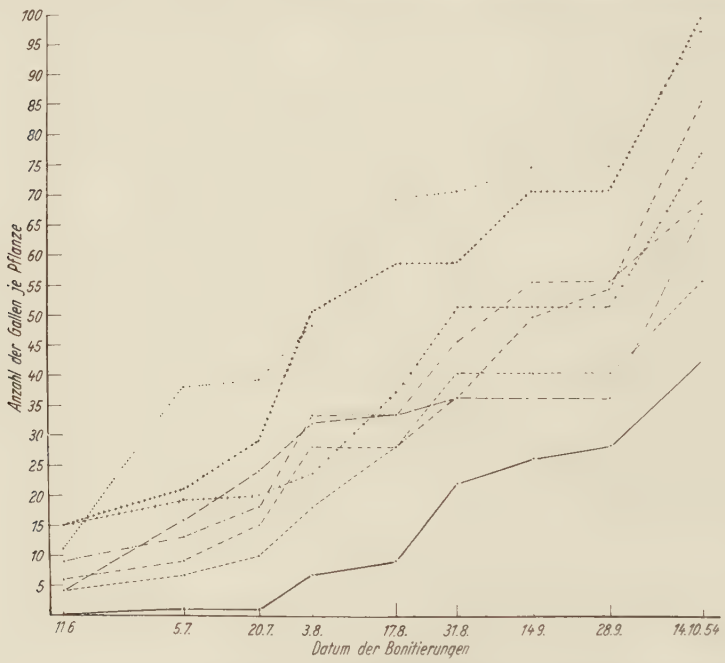

Abb. 8. Gallenbesatz während der Generationsfolge eines Jahres bei acht Veilchentuffen in Sonnenlage; Erklärung im Text

Aus Abb. 8 läßt sich auch annähernd die Entwicklungsdauer der einzelnen Generationen bestimmen. Wie bereits oben erwähnt, schlüpfen die Eilarven (Larvula) bei 20° C nach 6—8 Tagen. Bis zur erkennbaren Gallbildung vergehen aber noch 2—4 Tage, da die Larven zunächst umherwandern. So ist vom Auftreten der ersten Mücken bis zur Entstehung der Gallen bei Sommertemperaturen mit etwa 10 Tagen zu rechnen, während im Frühjahr etwa 15 Tage anzunehmen sind.

Nach unseren Beobachtungen im Jahre 1954, die im allgemeinen mit denen von Baas übereinstimmen, müssen wir im Vorsommer und Herbst je nach Witterungslage eine Entwicklungsdauer der Generationen von 70 bis 80 Tagen annehmen, während die Sommergeneration schon nach 30 bis 40 Tagen abgeschlossen ist. In Gewächshausversuchen schlüpften die Weibchen bereits 26 Tage nach der Eiablage ihrer Mütter.

Auch in wärmeren Gegenden wurden ähnliche Schwankungen beobachtet. Da in Italien die Witterungsbedingungen günstiger sind, wird hier auch das Auftreten einer 5. Generation gemeldet. Nach Colizza (1928) betragen die Entwicklungszeiten der einzelnen Generationen vom Frühjahr bis Herbst: I. 41; II. 39; III. 27; IV. 62 und V. (Wintergeneration) 206 Tage. Es ist daher nicht richtig, wenn die durchschnittliche Entwicklungsdauer mit 60 Tagen angegeben wird, zumal die Frühjahrsgeneration unter unseren klimatischen Verhältnissen infolge der Überwinterung erst nach etwa 190 bis 200 Tagen schlüpft.

Die Untersuchungen über den Parasitenbefall zeigten erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Standorten. Nach unseren Befunden im Berliner Botanischen Garten betrug bei einem Veilchenbestand mit langjährigem Gallmückenbefall die Parasitierung im März dieses Jahres 12% (275 Gallen mit 689 Larven, *Viola odorata* als Wirtspflanze). Der Prozentsatz parasitierter Larven war bei den erst vor zwei Jahren angebauten zwei Veilchenparzellen des Dahlemer Versuchsfeldes wesentlich geringer: 3,6% (506 Larven in 91 Gallen) und 2,7% (146 Larven in 38 Gallen).

Aus dem Gallenmaterial haben wir folgende Schlupfwespen gezogen[1]): eine Calliceratide: *Ceraphron* spec., die mit *clavatus* Ratz. nahe verwandt ist, sowie die Proctotrupide: *Playgaster* spec.. *Ceraphon* ist von Barnes und Hennig nicht erwähnt. Kürzlich hat Novitzky (1954) eine neue Unterart beschrieben und sie *Calliceras clavata* Ratz. subsp. *violae* n. ssp. genannt[2]). Aus der Literatur sind noch einige Schlupfwespenarten für *Dasyneura affinis* bekannt: *Ceraphron abdominalis* Thoms (Hase), *Eutelus mediterraneus* sp. (Colizza) und nach Barnes außer dem innerhalb der Kokons schmarotzenden *Platygaster* spec. die ektoparasitären Chalcididen: *Torymus* sp., *Tetrastichus* sp. und *Eutelus mediterraneus* Mayr.. Hennig nennt außerdem *Torymus abbreviatus* Boh. var. *Ambymerus mediterraneus* Mayr. und *Ceraphron tritomus* Kieff..

IV. Diskussion und Prognose

Unsere Untersuchungen geben Aufschluß über die Faktoren, die zu einer Massenvermehrung der Veilchenblattrollmücke in den letzten Jahren geführt haben. Nach unseren Untersuchungen wirken hohe Luftfeuchtigkeit und mäßige Wärme in günstigem Sinne auf die Populationsdynamik der Veilchenblattrollmücke ein. Diese Klimafaktoren werden durch eine Witterung maritimen Charakters verwirklicht, wie sie nach den amtlichen Witterungsberichten seit etwa 1948 in der Gesamtwetterlage des mitteldeutschen

[1]) Herrn Prof. Bischoff, Zool. Museum Berlin, sei für deren Bestimmung auch an dieser Stelle noch einmal gedankt!

[2]) Nach Herrn Prof. Bischoff (schriftl. Mitt.) ist die von ihm als eine mit *Ceraphron clavatus* nahe verwandt bezeichnete Art mit der Novitzkyschen Form identisch.

Raumes aufgetreten ist. Heißes und trocknes Kontinentalklima dagegen ist gradationshemmend. Eine Bestätigung der günstigen Wirkung maritimen Klimas bringt auch die Tatsache, daß die Veilchenblattrollmücke im Mittelmeergebiet bereits seit 50 Jahren als gefürchteter Schädling der Veilchenkulturen gilt.

Diesen optimalen sommerlichen Bedingungen müssen normale Winter folgen. Aber auch kurze strenge Winter werden eine Gallmückenpopulation nicht allzu schwer dezimieren. Gegen das Witterungsgeschehen im Winter ist *Dasyneura affinis* infolge der außerordentlichen Widerstandsfähigkeit ihres Überwinterungsstadiums, der Kokonlarven, weitgehend unempfindlich. Daher ist die Anzahl der das Frühjahr erlebenden, gesunden Larven groß; wir fanden für Berlin einen Überwinterungswert von 62%.

Von den biotischen Einflüssen regeln die Parasiten hauptsächlich die Populationsdichte eines Schädlings. Nach unseren Untersuchungen betrug der Parasitenbefall in dem Veilchenbestand des Botanischen Gartens 12,2%, dagegen in den zwei Dahlemer Versuchsparzellen nur 3,6% und 2,7%. Die ursächliche Begründung für den im Botanischen Garten gefundenen höheren Parasitenindex mag die Gegenüberstellung der Biozönose in beiden Lebensräumen geben. Während auf dem Dahlemer Versuchsfeld infolge landwirtschaftlicher Nutzung die Glieder der Biozönose auf wenige Arten beschränkt sind, finden die Parasiten im Botanischen Garten eine artenreiche Lebensgemeinschaft vor, so daß ihnen hier offenbar günstigere Lebensbedingungen geboten werden.

Der Parasitenbefall der Veilchenblattrollmücke ist relativ niedrig; der von uns gefundene Wert von 12% ist sogar noch verhältnismäßig hoch, da BOLLOW für München nur 3% angibt.

Es entspricht keineswegs den Tatsachen, daß der Gallmückenbefall auf Veilchenbestände von Schattenplätzen beschränkt ist oder zumindest besonnte Veilchenareale weitgehend befallsfrei sind. Unsere Untersuchungen haben das Gegenteil bewiesen, wenigstens für den mitteldeutschen Klimaraum. Gallenbesatz und Ausbreitungsgeschwindigkeit waren auf der besonnten Parzelle gleich stark, wenn nicht gar etwas größer.

Auch wenn im Frühjahr bei der ersten Generation nur wenige Gallen an einer Pflanze vorhanden gewesen sind, so kann unter günstigen Klimabedingungen der Gallenbesatz am Ende der Generationsfolge im Herbst beträchtlichen Umfang erlangen. Außerdem trägt zur Vergrößerung und Verbreitung der Gallmückenpopulation wesentlich bei, daß *Dasyneura affinis* vier Generationen im Jahre hervorbringt und dadurch schließlich mit einem starken Bestand in den Winter geht, auch bei ungünstiger Witterung.

Die hier aufgeführten einzelnen abiotischen und biotischen Faktoren müssen nach dem Gesagten als die Ursache für die Massenvermehrung der *Dasyneura affinis* gelten, welche jedoch erst durch das Zusammentreffen aller Faktoren ausgelöst wird.

Zwangsläufig ergibt sich hieraus für die P r o g n o s e, daß ein feuchtes, warmes, also maritimes Klima die Vermehrung der Veilchenblattrollmücke begünstigt, dagegen ein trockner, heißer Sommer, welcher meist auch mit einem strengen Winter verbunden ist, ihre Population stark beeinträchtigt. Trockenheit verkürzt die Lebensdauer der Gallmücke und die Lebensmöglichkeit der Eier und umherwandernden Junglarven.

Zusammenfassung

1. Die günstige Temperatur für die Entwicklung der Veilchenblattrollmücke liegt zwischen 20° und 30° C.
2. Hohe rel. Luftfeuchtigkeit (80% bis 95% r. LF) muß als optimal für Imago und Entwicklungsstadien der Veilchenblattrollmücke angesehen werden, denn die zwischen den Hüllblättern und am Stengel abgelegten Eier sowie die umherwandernden Junglarven gehen bei Trockenheit zugrunde; die maximale Eimenge ist bei 95% r. LF. etwas höher als bei mittleren Feuchtigkeiten; die Weibchen können in feuchter Luft bis zu 7 Tagen gegenüber nur 3 Tagen bei Trockenheit am Leben bleiben.
3. Licht ist für optimale Lebensbedingungen notwendig, denn Dunkelheit beeinträchtigt sehr stark Legebereitschaft (= Prozentsatz der eierlegenden Weibchen einer Versuchsgruppe), Lebensdauer und normale Eimenge.
4. Das Weibchen der Veilchenblattrollmücke legte in unseren Versuchen durchschnittlich 55 (maximal 98) Eier.
5. Das abgelegte Ei übt keinerlei Reiz auf das Pflanzengewebe aus. Erst die Junglarven rufen die Gallbildung hervor. Das Gallenwachstum ist bei den jüngeren und mittleren Larvenstadien am stärksten, es verringert sich bei den reifen Larven und sistiert, wenn der Kokon gesponnen und die Verpuppung erfolgt ist. Für die Anthocyanfärbung der Galle gilt das gleiche.
6. Die Entwicklungsdauer schwankt in den einzelnen Monaten je nach der Witterung zwischen 30 und 80 Tagen. Die Eientwicklung beträgt bei einer Temperatur von 20° C 6 bis 8 Tage. Die Galle bildet sich nach dem Festsetzen der umherwandernden Junglarven in den Herzblattrollen und ist erst etwa am 10. Tage nach der Eiablage zu erkennen.
7. Die Widerstandsfähigkeit der überwinternden Kokonlarven gegen Nässe und tiefe Temperatur ist außerordentlich groß. So blieben bei 30 Tage langem Untertauchen in Wasser 61% und bei 5tägiger Einwirkung von —20° C bis —23° C noch 57% am Leben.
8. Der Überwinterungsprozentsatz im Frühjahr ist demgemäß sehr hoch; bei unserem Versuchsmaterial überlebten 62% bis 86% gesunde Larven den Winter.
9. An Parasiten wurde festgestellt: *Calliceras clavata* Ratz. subsp. *violae* n. ssp. Novitzky und *Platygaster* spec.. Der Befall betrug bei einem mehrjährig vergallten Veilchenbestand 12% und bei einem jungen zweijährigen Bestand nur 3,6%.
10. Besonnung der Veilchen vermag deren Gallenbesatz in unserem Klimaraum nicht zu verringern, sondern begünstigt ihn eher im Vergleich zum Wachstum in dauerndem Schatten.
11. Der Gallenbefall verbreitet sich über einen Veilchenbestand unter günstigen Bedingungen außerordentlich schnell, und zwar hatte sich der Gallenbesatz vom Beginn der Vegetationsperiode bis zum Herbst bei den „Sonnenveilchen" um das fast 9fache und bei den ständigem Schatten ausgesetzten Veilchen um das 7fache erhöht.

Summary

The most suitable temperature for the development of the violet leaf rolling midge (Dasyneura affinis Kieff.) is between 20° and 30° C, the optimum relative humidity for adult and early stages 80—95%. Darkness impairs readiness for egg laying, duration of life and average number of eggs, in the female. The average number of eggs per female is 55 (max. 98). The egg exerts no gall forming stimulus at all on the plant tissue. Gall formation is first induced by the young larvae. The growth of the gall is strongest in the early and middle larval stages. It stops when the coccoon is made and pupation takes place. Outdoors, the development time varies from 30—80 days according to the weather. The gall is formed in the rolled innermost leaf. It is estimated to be apparent from 10 days after egg laying. Calliceras clavata Ratz. subsp. violae n. Novitzky and Platygaster sp. were found to be parasites. In an old, galled violet stock, parasitism was 12%, in a young one, 3.6%.

Literaturverzeichnis

1. BAAS, J., Das Auftreten der Veilchengallmücke in Hessen-Nassau in den Jahren 1951 und 1952. Anz. Schädl.kde. **26**, 113—118, 1953.
2. — — Die Veilchengallmücke bedroht die Veilchen-Kulturen. Süddtsch. Erwerbsgärtner **7**, 3—5, 1953.
3. BARNES, H. F., Gall Midges of Economic Importance. IV. Ornamental Plants and Shrubs. Corsby Loockwood & Son Ltd., London 1948.
4. BÖHM, O., Die Veilchengallmücke — ein für Österreich neuer Zierpflanzenschädling. Pflanzenarzt **5**, Nr. 10. 5—6, 1952.
5. — — Das Schadauftreten der Veilchenblattrollmücke (*Dasyneura affinis* Kieff.) in Österreich und die Bekämpfungsmöglichkeiten mit systemischen Insektiziden. Pflanzenschutzberichte, Wien, **12**, 41—53, 1954.
6. BOLLOW, H., Die Gallmücke *Dasyneura affinis* Kieff. als Schädling der Veilchen. Pflanzenschutz, München, **4**, 32, 1952.
7. — — Weitere Beobachtungen über die Veilchenblatt-Gallmücke. Pflanzenschutz, München, **4**, 82, 1952.
8. BOYSEN-JENSEN, P., Formation of galls by *Mikiola fagi*. Physiol. Plant., Kopenhagen, **1**, 95—108, 1948.
9. — — Untersuchungen über die Bildung der Galle von *Mikiola fagi*. Dansk biol. Medd. **18**, 1—18, 1952.
10. CAMBAR, R., Les mécanismes de la morphogenèse des galles végétales causées par les insects. Revue de Zool. agric. **52**, 109—124, 1953.
11. CLAUSEN, R.-L., Observations sur la Cécidomyie de la violette *Dasyneura affinis* Kieff. (Dipt. *Cécidomyid.*). Bull. soc. ent. Suisse **23**, 200—206, 1950.
12. COLIZZA, C., Il moscerino delle viole (*Dasyneura affinis* Kieff. Diptera *Cecidomyidae*) mell'Italia meridionale. Boll. Lab. Zool. Portici **21**, 130—148, 1928.
13. COUDERC, J., Étude monographique de la cécidomyie violette. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse **65**, 193—279, 1933.
14. DUSPIVA, F., Weitere Untersuchungen über stoffwechselphysiologische Beziehungen zwischen Rhynchoten und ihren Wirtspflanzen. Mitt. Biol. Bundesanst. Berlin-Dahlem, H. 80, 155—161, **1954**.
15. EBERHARDT, F., Über die Beziehungen zwischen Atmung und Anthozyansynthese. Planta **43**, 253—287, 1954.
16. FRANZ, E., Veilchen-Gallmücken in Frankfurt am Main. Natur u. Volk **82**, 314—318, 1952.
17. HASE, A., Massenauftreten der Veilchenblattrollmücke *(Dasyneura affinis)* in Berliner Gärten. Nachr.bl. dtsch. Pfl.schutzd. Braunschweig **4**, 104—106, 1952.

18. Hennig, W., Die Larvenformen der Dipteren. Akademie-Verlag, Berlin 1948.
19. — — *Diptera,* Zweiflügler. Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten V. 1. Liefg. Paul Parey, Berlin, 1—166, 1953.
20. Kloft, W., Insekten steuern das Wachsen von Pflanzen. Umschau **51**, 40—42, 1951.
21. Küster, E., Betrachtungen über die Entstehung der Pflanzengallen auf Grund neuer Forschungen. Forsch. u. Fortschr. **27**, 8—11, 1953.
22. Nolte, H.-W., Zur Frage der stofflichen Beeinflussung der Pflanzen bei Befall durch Schadinsekten. Dtsch. Entomologentag in Hamburg, 139—146, Jena 1954.
23. — — Untersuchungen über die stofflichen Grundlagen der Gallenbildung. Verh. Dtsch. Ges. angew. Entom., Paul Parey, Berlin, 124—128, 1954.
24. Novitzky, S., Beschreibung einer neuen Unterart von Calliceratiden an *Dasyneura affinis.* Pflanzenschutzberichte, Wien, **12**, 54, 1954.
25. Pape, H., Gallmückenschäden an Veilchen. Blumen- u. Pfl.bau **43**, 221—222, 1939.
26. — — Die Praxis der Bekämpfung von Krankheiten und Schädlingen der Zierpflanzen. Paul Parey, Berlin 1939.
27. Rübsaamen, Ew. H. und H. Hedicke, Die Zoocecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. Schweizerbart'sche Verlagsb., Stuttgart 1925/1939.

Aus dem Entomologischen Forschungslaboratorium
Prof. Dr. H. Blunck
und dem
Institut für Pflanzenkrankheiten der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. H. Braun

Fraßbilder von Blattminierern an Obstbäumen und verwandten Ziergehölzen

Von
Wilhelm Berg

Mit 12 Abbildungen

Inhalt: I. Einleitung. — II. Vorkommen und Beschreibung der Fraßbilder. — a) Apfel und andere *Malus*-Arten. — b) Birne. — c) Quitte. — d) Mispel. — e) *Chaenomeles japonica* Borkh. — f) *Crataegus* (verschiedene Arten). — g) *Sorbus aucuparia* L. — h) Kirsche, Aprikose und andere *Prunus*-Arten. — Zusammenfassung. — Literatur.

I. Einleitung

In den Jahren nach 1947 erfuhr die Obstbaumminiermotte *Lyonetia clerkella* L. eine ungewöhnlich starke Massenvermehrung, die 1949—1950 in ganz Mitteleuropa mit Ausnahme Hollands zu teilweise ausgedehntem Schadbefall der Obstbäume führte, bis die Gradation 1951—1953 völlig zusammenbrach. Hierdurch wurde das Augenmerk des Verfassers nicht nur auf diesen Schädling (vgl. Berg [im Druck] und die dort zitierte Literatur), sondern auch auf die anderen Insekten gelenkt, deren Larven in Blättern von Obst- und Ziergehölzen aus den Unterfamilien der Pomoideen und Prunoideen minieren. Durch diese Minierer entstanden allerdings während der Beobachtungsjahre 1951—1953 keinerlei Schäden. Lediglich von *Stigmella [Nepticula] malella* Stt. wurde eine Massenvermehrung während der Jahre 1947—1950 in Holland bekannt (Houtman, 1951, 706—707)[1]).

In der folgenden Aufstellung sind die Fraßbilder der im Raum Bonn an Pomoideen und Prunoideen gefundenen Minierinsekten nach Wirtspflanzen geordnet beschrieben und die wichtigsten von ihnen abgebildet. Determination und Beschreibung erfolgten in Anlehnung an Hering (1935/37). Man vergleiche auch Hering (1933, 149—159; 1934, 51—55) und Weber (1953, 457—462). Für die Bestimmung bzw. Nachprüfung dem Verfasser zweifelhaft erscheinender Stücke sei Herrn Prof.

[1]) Nach einer erst während der Drucklegung dieser Arbeit bekanntgewordenen Mitteilung von Simon u. Merling (1954, 28—29) erlitten 1953 in Frankreich verschiedene Obstbäume ernste Schäden durch *Lyonetia clerkella* L. und *Leucoptera scitella* Z. Die Minierung durch beide Arten führte zu vorzeitigem Blattfall Ende Juli/Anfang August. Infolgedessen blieben die Früchte, besonders Birnen, unterentwickelt oder fielen ab.

Dr. Hering herzlich gedankt. Der Dank des Verfassers gebührt ferner Fräulein Hildegard Schneiders für Anfertigung der Fotos. Bei den angeführten Minierern handelt es sich mit Ausnahme der Agromyzide *Phytomyza heringiana* Hend. um Mikrolepidopteren.

II. Vorkommen und Beschreibung der Fraßbilder

a) Apfel und andere *Malus*-Arten

An Apfel wurden besonders zahlreiche Arten gefunden, von denen einige recht häufig waren. Weitaus am stärksten war 1951 und auch noch 1952 *Lyonetia clerkella* L. vertreten, stand aber bereits 1953 wegen des Gradationszusammenbruchs weit hinter den *Lithocolletis*-Arten zurück. *Lithocolletis blancardella* F. trat 1952 zahlreich auf, gegen Ende der Vegetationsperiode auch *Lith. corylifoliella* Hb. An *Malus*-Ziergehölzen war im gleichen Herbst *Stigmella [Nepticula] aëneella* Hein. nicht selten, fand sich bei Kulturäpfeln aber nur vereinzelt. 1953 erfuhren *St. [N.] malella* Stt. und die 1952 sehr seltene *St. [N.] mali* Her. eine stärkere Zunahme, ebenso *Phythomyza heringiana* Hend. Im zeitigen Frühjahr waren an den noch nicht ausgewachsenen Blättern *Coleophora serratella* L. und die Jungraupen von *Hyponomeuta padellus malinellus* Z. zu finden. *Lith. blancardella* F. war den ganzen Sommer hindurch häufiger als 1952. Im Herbst war der Befall durch diese Arte sowie durch *Lith. corylifoliella* Hb. ausgesprochen stark, wenngleich nicht schädigend. (Die *Lithocolletis*-Arten zerstören keine Blattnerven!) Auch *St. [N.] malella* Stt. wurde gegen

Abb. 1. Verlassene Mine von *Stigmella [Nepticula] malella* Stt. (ca 2×)

Abb. 2. Verlassene Mine von *Stigmella [Nepticula] mali* Her. Der koterfüllte Gang ist eng gewunden und wirkt deshalb platzartig. Der kotfreie Endteil ist stark verbreitert. (ca. 2×)

Ende der Vegetationsperiode am häufigsten gefunden. *Recurvaria nanella* Hb. trat erst spät im Jahr in Erscheinung. Im einzelnen wurden folgende Minierer festgestellt:

Lyonetia clerkella L. (Abb. 12). Oberseitige, stellenweise beiderseitige, schmale, sich nur allmählich verbreiternde Gangmine, mit schwer erkennbarer Einstichstelle in der Blattunterseite beginnend. Anfangs 0,1 mm breit und oft streckenweise unsichtbar, da mitten im Parenchym oder in Blattrippe verlaufend; in vollendetem Zustand 10 bis 12 cm lang und 1½—2 mm breit. Verlauf unregelmäßig in weiten Bögen über das ganze Blatt, nicht an Nerven angelehnt (Unterschied gegenüber *Stigmella*-Arten!). Durch Leitbündelunterbrechung oft Absterben von Blattpartien. Kot in kontinuierlicher Mittellinie, etwa ⅓ der Gangbreite einnehmend. Etwa 6 mm langer kotloser Endteil, blattoberseits mit sichelförmigem Auswanderungsspalt. Verpuppung der Raupe in eigentümlichem Kokon am Blatt.

Stigmella [Nepticula] malella Stt. (Abb. 1). Oberseitige Gangmine, kürzer und sich rascher verbreiternd als die von *L. clerkella* L., im Anfang wenig gewunden, oft an Blattrippen oder -rand angelehnt. Kot in Mittellinie. Eischale an der Blattunterseite. Endteil der Mine — wie bei allen *Stigmella*-Gangminen — kotfrei. Raupe verläßt Mine durch oberseitigen Schlitz ähnlich *L. clerkella* L. und verpuppt sich — wie die übrigen *Stigmella*-Arten — in Kokon am Blatt.

Stigmella [Nepticula] mali Her. (Abb. 2). Oberseitige kurze Gangmine mit oft eng beisammen liegenden Windungen, an Blattrand oder -nerv angelehnt. Eischale oberseits auf Blattstiel oder -rippe. Oberseitiger Schlitz am stark verbreiterten Minenende.

Stigmella [Nepticula] aëneella Hein. (Abb. 3). Oberseitige Gangmine, lang, stark gewunden, Kot im schmalen Anfangsteil in feiner Mittellinie, später in dichten Querbögen die Gangbreite ausfüllend. Oberseitiger Schlitz am Minenende. Raupe intensiv glasig-grün, Farbe durch die Minenwand erkennbar.

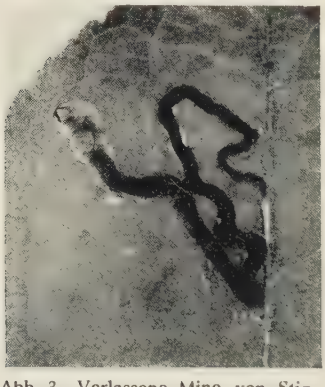

Abb. 3. Verlassene Mine von *Stigmella [Nepticula] aëneella* Hein. Der Schlitz, durch den die Raupe die Mine verlassen hat, ist deutlich sichtbar. (ca. 2 x)

Abb. 4. Junge Mine (wenige Fraßflecke) von *Lithocolletis blancardella* F. (nat. Gr.)

Lithocolletis blancardella F. (Abb. 4). Faltenmine, Blattoberseite konvex aufgewölbt, Blattunterseite durch Gespinst im Mineninnern in mehrere scharfe Falten zusammengezogen. Jungmine nur von der Unterseite als silbrig-grüner, glatter Fleck erkennbar. Parenchym wird von innen punktförmig bis zur oberseitigen Epidermis weggefressen. Daher Mine oberseits grün-weiß getüpfelt, unterseits weißlich. Verpuppung in der Mine, leere Puppenhülle oft aus dieser herausragend.

Lithocolletis corylifoliella Hb. (Abb. 5). Oberseitige Faltenmine, silbrig-weiß bis rostfarben, gewöhnlich auf der Mittelrippe des Blattes liegend, zuerst flach, später mit zahlreichen oberseitigen Längsfalten, die das Blatt stark zusammenziehen können. Verpuppung der Raupe in der Mine.

Abb. 5. Ältere Mine von *Lithocolletis corylifoliella* Hb. auf der Blatt-Mittelrippe. (ca. $^2/_3$ x)

Callisto [Ornix] denticulella Thbg. [*guttea* Haw.] (Abb. 6). Mine ähnlich der vorigen, meist aber mit oberseitigem, silbrigem Anfangsgang, ohne Längsfalten, meist nicht auf der Mittelrippe. Raupe verläßt die Mine und verursacht unter umgeschlagenem Blattrand Fensterfraß.

Leucoptera (Cemiostoma) scitella Z. (Abb. 7). Flache, oberseitige Platzmine, anfangs rundlich und dunkel. Kot in konzentrischen Ringen. Verpuppung außerhalb der Mine in Kokon. Häufig mehrere Minen in einem Blatt.

Recurvaria nanella Hb. (Abb. 8). Unregelmäßige, häufig verzweigte, beiderseitige, kotlose Gangmine. Nur im Herbst. Raupe lebt nach Überwinterung frei.

Coleophora serratella L. [*nigricella* Steph.] und *Coleophora spec.*[2]) (Abb. 9). Raupe miniert blattunterseits von einem Sack aus. Große, kotlose, beiderseitige Platzmine mit runder Eintrittsöffnung. Auch in ganz jungen Blättern, oft zu mehreren. Raupe fertigt mehrere Minen an und verpuppt sich im Sack.

Hyponomeuta padellus malinellus Z. (Abb. 10). Die überwinterten Jungraupen bohren sich in junge Blätter ein und leben sozial (bis zu zwei Dutzend) in beiderseitigen Platzminen am Blattrand. Die wachsenden Blätter verkrüppeln meist. Kot unregelmäßig in Körnern. Nur im Frühjahr. Raupen leben später frei in Gemeinschaftsgespinsten und werden u. U. sehr schädlich („Apfelbaumgespinstmotte").

---

[2]) Der Falter wurde nicht gezogen. Die Determination ist an Hand der Mine nicht möglich.

6

7

8

9

Abb. 6. Jungmine von *Callisto denticulella* Thbg. mit deutlich erkennbarem Anfangsgang. (ca. 2 x)

Abb. 7. Apfelblatt mit 5 Minen von *Leucoptera scitella* Z. Die konzentrischen Kotringe sind deutlich sichtbar. (ca. $^{3}/_{4}$ x)

Abb. 8. Verlassene Mine von *Recurvaria nanella* Hb. (ca. $^{2}/_{3}$ x)

Abb. 9. Junges Apfelblatt mit 3 Minen von *Coleophora serratella* L. Ansicht von der Unterseite. Die Eintrittsöffnungen der Raupen sind deutlich sichtbar. (ca. $1^{1}/_{2}$ x)

Phytomyza heringiana Hend. (Abb. 11). Oberseitige, flache, grün-gelbe bis bräunliche Gang-Platzmine, im durchfallenden Licht kaum sichtbar. Kot in einzelnen Körnern. Oft mehrere Minen ineinander übergehend. Puparium am Minenende im Blatt, von außen als Verdickung erkennbar.

b) Birne

Alle aufgeführten Minierer waren nur in Einzelstücken vertreten. Beobachtet wurden:

Stigmella [Nepticula] pyri Glitz. Mine ähnlich der von *St. [N.] mali* Her. an Apfel.

Stigmella [Nepticula] ? plagicolella Stt. (Mine siehe *Prunus.*)

Lithocolletis blancardella F. (Mine siehe Apfel.)

Callisto [Ornix] denticulella Thbg, *[guttea* Haw.]. (Mine siehe Apfel.)

Leucoptera (Cemiostoma) scitella Z. (Mine siehe Apfel.)

Lyonetia clerkella L. wurde vom Verfasser nicht gefunden, kommt aber vereinzelt vor (BERG, l. c.).

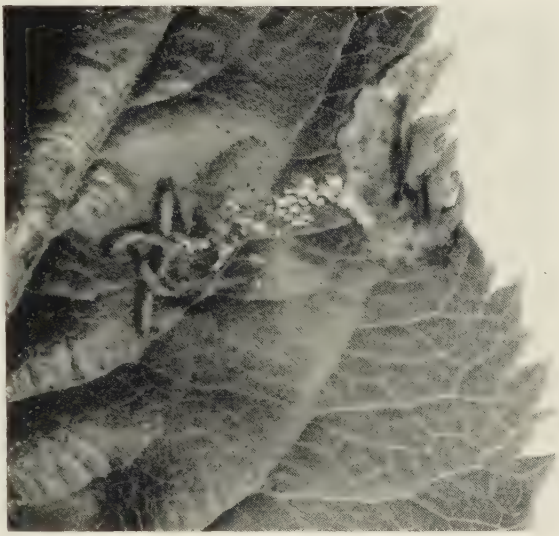

Abb. 10. Junges Apfelblatt mit Platzmine von ***Hyponomeuta padellus malinellus*** Z. Die ausgewanderten Raupen fressen unter einem lockeren Gespinst auf der Blattoberseite. Am Verlauf des Blattrandes ist die durch Minierung entstandene Wachstumsstörung zu erkennen. (ca. 3 x)

Abb. 11. Apfelblatt mit (mindestens) 2 ineinander übergehenden Minen von ***Phytomyza heringiana*** Hnd. In den Gangenden sind 2 Puparien sichtbar. (ca. $^2/_3$ x)

Abb. 12. Sauerkirschblatt mit Mine von ***Lyonetia clerkella*** L., die einen Teil der Blattfläche restlos eingeschlossen hat. In diesem vertrocknetes (dunkles) und absterbendes (helles) Blattgewebe. (ca. $^2/_3$ ×)

c) Quitte

Lyonetia clerkella L. war 1952 in der Oberrheinebene sehr stark, sonst, wie die anderen Arten, nur in geringer Zahl vertreten. Gefunden wurden:

Lyonetia clerkella L. (Mine siehe Apfel.)

Lithocolletis corylifoliella Hb. (Mine siehe Apfel.)

Lithocolletis cydoniella F. (oder *mespilella* Hb.)[3]). Mine ähnlich der von *Lith. blancardella* F. an Apfel.

d) Mispel

Als einziger Minierer wurde *Lyonetia clerkella* L. beobachtet, die 1951 starken Befall hervorrief.

e) *Chaenomeles japonica* Borkh.

In geringer Anzahl wurden festgestellt:

Lyonetia clerkella L. (Mine siehe Apfel.)

Lithocolletis corylifoliella Hb. (Mine siehe Apfel.)

f) *Crataegus* (verschiedene Arten)

Es wurden beobachtet:

Lyonetia clerkella L. Mine (siehe Apfel) im Verlauf der Form und Größe des Blattes angepaßt.

Stigmella [Nepticula] oxyacanthella Stt. Mine und Raupe ähnlich der von *St. [N.] aëneella* Hein. an Apfel.

Stigmella [Nepticula] hübnerella Hb. *[gratiosella* Stt.*]*. Oberseitige Gangmine, in einem Platz endend. Eischale blattunterseits. Im Anfangsgang Kot in Mittellinie, auch im Platzteil noch in ≐ kontinuierlicher, kurvenreicher Linie.

Lithocolletis corylifoliella Hb. (Mine siehe Apfel.)

Lithocolletis oxacanthae Fry. Mine ähnlich der von von *Lith. blancardella* F. an Apfel.

Coleophora spec.[3]). Fraßbild wie bei *C. serratella* L. an Apfel.

g) *Sorbus aucuparia* L.

Hier traten vereinzelt auf:

Lyonetia clerkella L. Minen (siehe Apfel) wegen der Kleinheit der Fiederblättchen eng, aber unregelmäßig gewunden. Auch an *Sorbus aria* Crantz.

Lithocolletis corylifoliella Hb. Mine (siehe Apfel) fast das ganze Fiederblättchen bedeckend.

h) Kirsche, Aprikose und andere *Prunus*-Arten

Während Sauer- und Süßkirsche als Hauptwirte von *Lyonetia clerkella* L. 1951 und auch noch 1952 starken Befall durch diese Art zeigten, wurden während der Beobachtungsjahre Pflaumen und Zwetschgen nur äußerst selten, andere *Prunus*-Arten in verschiedener Häufigkeit von diesem Schädling miniert gefunden. Aprikose und Pfirsich waren nie be-

[3]) Der Falter wurde nicht gezogen. Die Determination an Hand der Mine ist nicht möglich.

fallen. *Lith. cerasicolella* H.-S. trat an Kirsche, Aprikose und anderen *Prunus*-Arten auf, an ersterer stellenweise recht häufig. *St. [N.] plagicolella* Stt. war 1953 besonders zahlreich an *P. cerasifera* Ehrh. An Pfirsich wurden keine Minierer gefunden; Mandel wurde nicht untersucht. Im einzelnen wurden festgestellt:

Lyonetia clerkella L. (Abb. 12). (Mine siehe Apfel.) In *P. serotina* Ehrh. Raupe stets absterbend. Mine dann von braun-nekrotischer Digressionszone umgeben (vgl. Berg, l. c., u. die dort zitierte Literatur). Bei manchen *Prunus*-Arten, z. B. *P. Laurocerasus* L., Blätter entlang den Minen aufreißend und stellenweise Nekrosen bildend.

Litocolletis cerasicolella H.-S. Mine ähnlich der von *Lith. blancardella* F. an Apfel.

Stigmella [Nepticula] plagicolella Stt. Mit einem schmalen, gewundenen Gang mit dünner Kotmittellinie beginnende, unregelmäßige, oberseitige Platzmine. Kot in der Mitte gehäuft.

Zusammenfassung

Die Fraßbilder aller vom Verfasser während der Jahre 1951—1953 im Raum Bonn beobachteten minierenden Insektenlarven in Blättern von Obstbäumen und Ziergehölzen aus den Unterfamilien der Pomoideen und Prunoideen wurden beschrieben, die wichtigsten an Obstbaumblättern vorkommenden abgebildet. Schaden entstand während der Beobachtungsjahre lediglich durch *Lyonetia clerkella* L., deren Gradation aber 1953 völlig abgeklungen war.

Summary

The mines of all the insect larvae observed by the author as mining the leaves of ornamental and fruit trees of the Pomoid and Prunoid subfamilies in the Bonn area in the years 1951—1953 are described and the most important on fruit trees figured. During the years concerned, damage was caused only by *Lyonetia clerkella* L., the outbreak of which had, however, completely died out in 1953.

Literaturverzeichnis

Berg, W. (im Druck): Zur Kenntnis der Obstbaumminiermotte *Lyonetia clerkella* L. unter besonderer Berücksichtigung des Massenwechsels während der Jahre 1951—1953. — Z. angew. Entom.

Hering, M. (1933): Die Blattminen an Apfel- und Birnbaum. — Anz. Schädlkde. 9, 149—159.

— — (1934): Die Blattminen an Pflaumen- und Kirschbaum. — Anz. Schädlkde 10, 51—55.

Hering, M. (1935—37): Die Blattminen Mittel- und Nordeuropas einschließlich Englands. 361 S., Neubrandenburg.

Houtman, G. (1951): Een schadelijke mineerder van het appelblad het dwergmotje *Nepticula malella* Hb. — De Fruitteelt, 706—707.

Simon, H. u. Merling, R. (1954): Les mineuses des feuilles des arbres fruitiers. — Phytoma 7, no. 58, 28—29, Paris 1954. — Ref.: Rev. appl. Entom. Ser. A, 43, 103, 1955. (Nur im Referat zugänglich.)

Weber, P. (1953): Schädliche Lepidopteren-Arten an Apfel- und Kirschbaum. — Schweiz. Z. Obst- u. Weinb. 62, 457—462.

Die Entwicklungsdauer der Baumwollwanze *Dysdercus fasciatus* Sign. *(Heteropt. Pyrrhocoridae)* in Abhängigkeit von Temperatur und Luftfeuchtigkeit

Von

Werner Ensslin, Tübingen

Mit 3 Abbildungen

Das Verbreitungsgebiet von *Dysdercus fasciatus* ist Äquatorialafrika, insbesondere Congo, Nigeria, Ostafrika und Sudan (1).

Die wichtigsten Fraßpflanzen sind *Malvaceen; Bombacaceen, Sterculiaceen,* alle der Ordnung der *Columniferae* angehörig. Zu nennen sind vor allem: *Gossypium spec., Hibiscus spec., Abutilon indicum, Eriodendron anfractuosum, Bombax stolzii, Ceiba pentranda, Adansonia digitata, Thespesia rogerii, Sterculia africana, St. appendiculata, St. quinqueloba, Theobroma cacao* (2) (3). Die wichtigsten Fraßteile der genannten Pflanzen sind die Früchte und die Blütenböden, dabei sind die Früchte eindeutig bevorzugt (4).

Alle afrikanischen Arten bevorzugen im Vorkommen Orte hoher Luftfeuchtigkeit (5).

Experimentelle ökologische Untersuchungen wurden an anderen Arten der Gattung bereits vorgenommen, jedoch beziehen sie sich fast ausnahmslos auf die Bestimmung der Gesamtentwicklungsdauer und auf das ökologische Verhalten der Imagines (3)—(9).

Das hier verwendete Material stammt aus dem Sudan. Die Arbeit wurde im Sommer 1952 im biologischen Forschungslabor der Firma Riedel de Haen in Seelze/Hannover durchgeführt.

Es wurden die Entwicklungszeiten und die Sterblichkeit des Embryonal- sowie der 5 Larvenstadien in Abhängigkeit von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit bestimmt.

Die Methodik der Untersuchung wurde im wesentlichen in Anlehnung an die von Janisch (11) und Zwölfer (12) verwendete Technik angelegt. Die Temperaturstufen sind in unserem Falle 21°, 24°, 27° ± 0,1° C und 30 °C ± 0,2—3° C, gegeben durch größere Konstanträume. Die Tiere wurden in Kulturgefäßen gehalten, welche aus großen Petrischalen (⌀ 18 cm) hergerichtet waren. Zu diesem Zweck werden die Deckel der Petrischalen mit Gaze überspannt, nachdem ein mit Wasser angefeuchtetes Salz, welches eine bestimmte relative Luftfeuchtigkeit einstellt, eingefüllt wurde. Auf die gespannte Gaze werden die Eier bzw. Larven gesetzt. Der Boden der Petrischalen wird dann darübergestülpt. Ein etwa 2 mm breiter Kreisring zwischen den Wänden der inneren (oberen) und äußeren (unteren) Schalendeckel soll freibleiben. Eine Versuchsreihe bestand aus 7 bzw. 10 verschiedenen relativen Luftfeuchtigkeitsstufen bei einer der obengenannten Temperaturstufen. Im allgemeinen wurden die Kulturen mit Eiern angesetzt. Es wurden zum Ansatz meist mehrere fast gleich alte Gelege verwendet,

und zwar so, daß innerhalb einer Versuchsreihe in irgendeiner Temperaturstufe alle Kulturen von jedem Gelege einige Eier erhalten. Die Eier werden spätestens 3 Stunden nach Beendigung der Eiablage zum Ansatz von Kulturen verwendet. Die Eiablage erfolgt in besonderen Gefäßen bei 27° C durch Weibchen, die in Kopulation mit einem Männchen isoliert wurden.

Die verschiedenen Herkünfte wurden innerhalb eines Gefäßes getrennt eingelegt. Die Kontrolle der Kulturen wurde täglich in drei- bis achtstündigen Intervallen vorgenommen. Dies ist zur befriedigenden Auswertung im allgemeinen zureichend.

Die Fütterung der Larven erwies sich als das schwierigste Problem. Da die Tiere an gequollenen Baumwollsamen zu saugen pflegen, wurden ein- bis zweimal täglich frisch gequollene Samen in die Kulturen eingelegt. Die Samen trockneten jedoch mit abnehmender Luftfeuchtigkeit zunehmend rascher aus. Hierdurch wurde häufig einer zureichenden Nahrungszufuhr Grenzen gesetzt. Dadurch wurde die Sterblichkeitsziffer erheblich erhöht und gegenüber natürlichen Situationen gleicher relativer Luftfeuchtigkeit nicht unerheblich verfälscht. Verstärkt wurde dieser Effekt noch durch den Umstand, daß die Tiere ihren Wasserbedarf vor allem aus dem Zellsaft der Pflanzen, an denen sie saugen, zu decken pflegen. Diesem Umstand wurde dadurch etwas entgegengewirkt, daß auf kleine, in die Kulturen eingelegte und unter den Deckel nach außen reichende Papierzungen zweimal täglich etwas Wasser aufgetropft wurde. Sowie das Papier angefeuchtet war, begannen die Tiere mit ihren Rüsseln gierig am Papier zu saugen. Nach 5—10 Minuten war das Papier wieder trocken, teils durch Verdampfung, teils durch das Aufsaugen des Wassers durch die Tiere.

Zur Kontrolle wurden die Tiere einfach gezählt. Die Bestimmung der Schlupf- bzw. Häutungszeiten innerhalb einer Kultur wurde folgendermaßen vorgenommen: Die Zahl der zur Kontrollzeit bereits in das neue Stadium übergegangenen Tiere wurde festgestellt. Nach Möglichkeit wurden während einer Häutungsperiode mindestens 3 Beobachtungen gemacht. Die so gewonnenen Ergebnisse werden graphisch dargestellt. Es zeigt sich in allen Fällen, daß hierbei eine S-förmige Kurve entsteht.

Ist diese Kurve einigermaßen symmetrisch, und dies zeigt schon zuverlässig der Augenschein, so sind etwa im Wendepunkt der Kurve die Hälfte der Tiere geschlüpft, und dieser Punkt wird dann als das Stichdatum des Endes des einen Stadiums und als der Anfang des nächstfolgenden Stadiums angenommen. Die Wendepunktsordinate wird dadurch gewonnen, daß man an die auslaufenden Äste der gezeichneten Kurve (Abb. 1) die Tangenten T_1 und T_2 anlegt und nach Augenmaß die Wendetangente W zieht. Dann wird die Wendepunktstangente zwischen ihren Schnittpunkten A und B mit den beiden anderen Tangenten im Punkte C halbiert, das Lot von C gefällt und die Wendepunktsordinate D ist gewonnen.

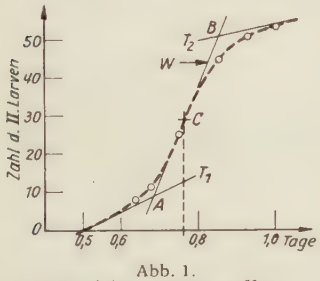

Abb. 1.
Schlüpf- bzw. Häutungs-Kurve

Im allgemeinen zeigen die Häutungs- und Schlüpfkurven einen einwandfreien Verlauf. Bisweilen lassen sich jedoch die Beobachtungsdaten nur durch zweistufige S-Kurven darstellen. Dies ist die Regel beim Über-

gang von den V. Larven zu den Imagines und häufig anzutreffen beim Übergang vom IV. zum V. Larvenstadium. Im ersteren Falle läßt sich einwandfrei feststellen, daß die Zweistufigkeit durch die verschiedene Entwicklungsdauer der Geschlechter zustandekommt; denn, trägt man die Häutungskurven für die beiden Geschlechter getrennt auf, so erhält man 2 einstufige Kurven mit verschiedenen Wendepunktsordinaten. Die Männchen schlüpfen vor den Weibchen, haben also insgesamt eine geringere Entwicklungsdauer als die Weibchen.

Wie nun die häufige Zweistufigkeit des Überganges von den IV. zu den V. Larven aufzufassen ist, wurde nicht sichergestellt. Es liegt die Annahme nahe, daß auch hier die männlich determinierten Larven zuerst sich häuten, denn sicher treten auch hier schon einige im V. Stadium bereits mit Sicherheit zu beobachtende konstitutionelle Unterschiede zwischen den Geschlechtern auf. Es ist also möglich, daß sich die längere Entwicklungszeit der Weibchen schon auf das IV. Stadium erstreckt. Denn berechnet man nach dieser Annahme die Entwicklungszeiten der Geschlechter getrennt, so zeigt sich meist, daß für die Weibchen sowohl das IV. als auch das V. Larvenstadium länger dauert.

Weiterhin kann eine Schlüpf- oder Häutungskurve auch schon in früheren Stadien zweistufig sein, wenn das Alter der verschiedenen Herkünfte, welche zum Ansatz einer Kultur verwendet wurden, unterschiedlich ist; oder aber, wenn die in einer Kultur verwendeten Gelege von den Eltern übernommene konstitutionelle Unterschiede aufweisen. Infolge hiervon ist dann die Häutungskurve der V. Larven zu den Männchen sowohl als auch zu den Weibchen jeweils zweistufig.

Die auf diese Weise gewonnenen Daten werden zur Angabe der Entwicklungszeiten benutzt. Eine einwandfreie theoretische Fassung der Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer ist mit den hier gewonnenen Ergebnissen nach dem Vorbid von JANISCH (10) durch Darstellung mittels der Kettenlinie leider nicht möglich, da das Temperaturoptimum der Entwicklungsgeschwindigkeit bei der höchsten hier verwendeten Temperatur noch nicht erreicht wurde. Eine Ausnahme macht nur das V. Larvenstadium (Abb. 2) in den Feuchtigkeitsstufen I—III. Das Temperaturoptimum liegt hier um 27° C bzw. zwischen 28° und 29° C bei beiden Geschlechtern. Für die anderen Stadien ist das Temperaturoptimum zwischen 30° und 32° C zu erwarten, s. a. (18).

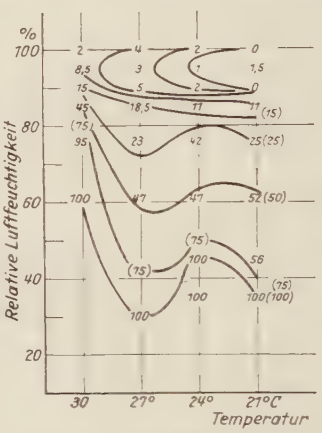

Abb. 2. Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer des Embryonalstadiums (E) und der 5 Larvenstadien (L_1—L_5) bei verschiedener relativer Luftfeuchtigkeit

Die Kurvenformen (Abb. 2) deuten darauf hin, daß sie sich teilweise im vervollständigten Zustande als Kettenlinien wiedergeben lassen.

Abweichend vom bisher allgemein bekannten und zu erwartenden Kurvenverlauf sind die Temperatur-Entwicklungsdauerkurven für das II. und IV. Larvenstadium in allen Feuchtigkeitsstufen (Abb. 2), für das III. Stadium in den Stufen III und IV sowie für das V. Stadium in den Stufen V und VII. Die Kurven zeigen zwischen 24 ° und 27 ° C ein Minimum und

mit steigender bzw. fallender Temperatur einen abfallenden bzw. ansteigenden Ast. Dieser Verlauf der Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer kann mindestens qualitativ für wenigstens das II. und IV. Larvenstadium als gesichert angesehen werden.

Das Zustandekommen dieses eigenartigen Kurvenverlaufes durch unkontrollierte Temperaturschwankungen ist ausgeschlossen, da die genannten Stadien in den kritischen Temperaturstufen sich nur über die Dauer einer Woche erstrecken; die einzelnen Versuchsreihen jedoch, aus deren Einzelwerten sich die zur Zeichnung der Kurven gewonnenen Mittelwerte zusammensetzen, verteilen sich gleichmäßig über die Dauer von ca. 10 Wochen. Außerdem sind die im gleichen Zeitraum unter gleichen Verhältnissen geförderten Ergebnisse für die anderen Stadien ganz einwandfrei und zeigen den gewohnten Charakter.

Wodurch nun dieser eigenartige Verlauf der Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsdauer der genannten Stadien verursacht wird, läßt sich nicht angeben. Der Kurvenverlauf bedeutet, daß die Temperaturkoeffizienten innerhalb eines gewissen Temperaturintervalles stark veränderlich sind, und zwar mit temperaturabhängiger Richtungsumkehr der Änderung des Temp.-Koeff. (Vorzeichenwechsel des Diff.-Quot. $\frac{da}{dT}$ des Temp.-Koeff. α). Es sei noch einmal darauf hingewiesen, daß dieser anormale Kurvenverlauf auch im V. Larvenstadium auftritt, und zwar bei niedriger relativer Luftfeuchtigkeit. Dies kann zu der Annahme veranlassen, daß hier eine starke Korrelation des Temp.-Koeff. zu Besonderheiten des Wasserhaushaltes vorliegt, und zwar für das II. und IV. Larvenstadium auch bei durchaus optimaler Luftfeuchtigkeit.

Der allgemeine Zusammenhang zwischen relativer Luftfeuchtigkeit und Entwicklungsdauer besteht in einer geringfügigen Zunahme der letzteren mit abnehmender relativer Luftfeuchtigkeit. Abgesehen von den oben erwähnten Einzelheiten ändert sich hierdurch am Kurvenverlauf im wesentlichen nichts.

Die Mortalitätsdiagramme, d. h. die graphische Darstellung der Sterblichkeit in Abhängigkeit von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit durch Isomortalen sind hier für das Embryonal- sowie das I. und III. Larvenstadium festgestellt worden.

Stellt man für die einzelnen Temperaturstufen die Sterblichkeit in Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchtigkeit dar, so ergibt sich in fast allen Fällen ein linearer Zusammenhang, der bei Anlage des Mortalitätsdiagrammes zur Interpolation zwischen weiter als wünschenswert auseinanderliegenden Meßwerten benutzt werden kann. Dies wurde bereits an einem anderen Objekt festgestellt (13). In Abb. 3 wurde dieser Umstand bei der Anlage der 75 % und 100 % Isomortalen berücksichtigt.

Aus den bereits genannten Gründen (Schwierigkeit der ausreichenden Nahrungszufuhr) sind die Diagramme nur als relativ richtig anzusehen. Der Kurvenverlauf dürfte sich qualitativ den natürlichen Verhältnissen annähern, quantitativ jedoch dürfte er teilweise nicht entsprechen. Hier kann nur Abhilfe geschaffen werden, indem man den Tieren an Stelle gequollener, sehr rasch wieder austrocknender Baumwollsamen junge Baumwollpflanzen bietet. Aus den Untersuchungen von Zwölfer (14) ist bekannt, daß hierdurch die relative Luftfeuchtigkeit in den Kulturgefäßen der hier verwendeten Art nur vorübergehend unbeträchtlich geändert wird.

Aus den Mortalitätsdiagrammen ist nun zu ersehen, daß eine relative Luftfeuchtigkeit von 90—100 %, genauer vielleicht 95 %, für das Gedeihen aller daraufhin untersuchten Larvenstadien optimal ist; im Embryonalstadium (Abb. 3) liegt das Optimum sicher bei 95 % relativer Luftfeuchtig-

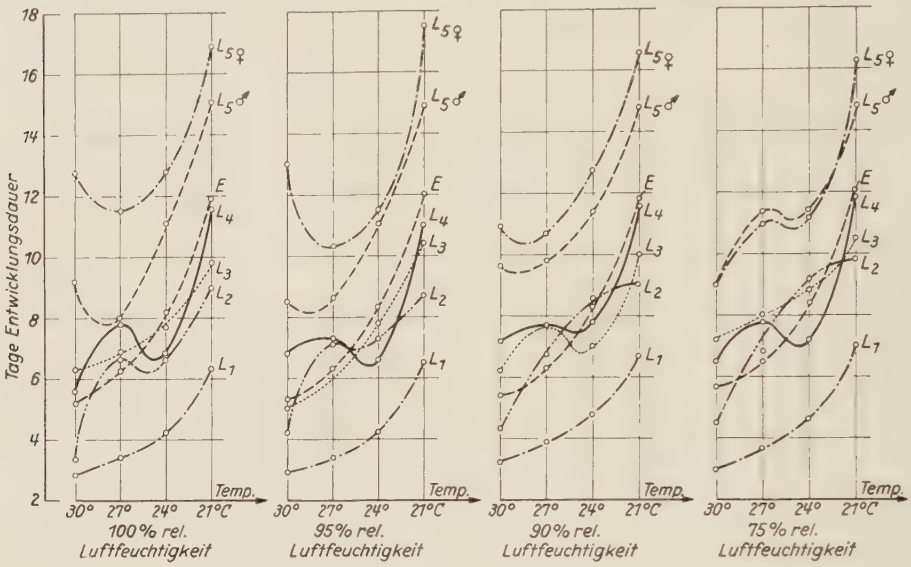

Abb. 3. Mortalitätsdiagramm des Embryonalstadiums

keit, vor allem bei der Temperatur von 27° C. Bei dieser Temperatur, das geht aus allen Diagrammen hervor, zeigt die Mortalität ein ausgeprägtes Minimum.

Ein Mangel der Mortalitätsdiagramme kann noch darin gesehen werden, daß die Werte der Sterblichkeit in einem bestimmten Entwicklungsstadium durch vorhergegangene Schädigung und Selektion der Tiere verfälscht worden sind.

Einmal kann eine Selektion während eines früheren Entwicklungsstadiums eine gegen die betreffende Luftfeuchtigkeit bereits etwas anders reagierende Population, als ursprünglich vorhanden, geschaffen haben. Dies kann zu einer Erniedrigung der Sterblichkeit einer Dauerkultur gegenüber einer für das entsprechende Entwicklungsstadium frisch angesetzten Kultur führen. So jedenfalls dürfte eine Selektion nach dem, was hierüber bekannt ist, wirken. Andererseits können in früheren Stadien empfangene, nicht unmittelbar tödliche Schäden sich in einem späteren Stadium bemerkbar machen und so zu einer Erhöhung der Sterblichkeitsziffer führen.

Welcher dieser beiden genannten Effekte überwiegt, läßt sich nach unseren Ergebnissen nicht eindeutig sagen, wahrscheinlich ist es der letztere, da aus Kulturen niedriger Luftfeuchtigkeit ein hoher Anteil mißgebildeter Imagines beobachtet wurde.

Zusammenfassung

Für das Embryonal- sowie das I.—V. Larvenstadium von *Dysdercus fasciatus* Sign. werden die Temperaturkurven der Entwicklungsdauer für

mehrere Stufen relativer Luftfeuchtigkeit gegeben. Außer den in diesem Zusammenhang bisher bekannten Exponentialkurven findet sich ein II. und IV. Larvenstadium stets, im II. und V. Larvenstadium gelegentlich auftretende Sattelkurve, deren Deutung aus bisher bekannten physiologischen Zusammenhängen unmöglich scheint.

Das Temperaturoptimum der Entwicklungsgeschwindigkeit wurde bei der höchsten verwendeten Temperatur von 30° C nur für das V. Larvenstadium erreicht bzw. überschritten.

Für das Embryonal- sowie das I. und III. Larvenstadium läßt sich die Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsabhängigkeit der Mortalität im Diagramm zeigen. Das Optimum der relativen Luftfeuchtigkeit liegt bei 95% und 27° C.

Summary

The temperature curves are given for the embryonic development, as well as the development of the 1st. to 5th. larval stages, of *Dysdercus fasciatus* Sign. at various relative humidities. Besides the exponential curves already known, there is, always in the 2nd. and 4th. and sometimes in the 2nd. and 5th. instar, a saddle curve, the explanation of which seems impossible from the physiological relationships hitherto known.

At 30° C., the highest temperature used, the optimum development temperature was reached or exceeded only for the 5th. larval stage.

The dependence of mortality on temperature and relative humidity can be shown diagrammatically for the embryonic and 1st. and 3rd. larval stages. The optimum relative humidity is 95% at 27° C.

Literaturverzeichnis

1. Freemann, Trans. R. Ent. Soc. London **98**, 373, 1947. Ref. R. A. E. A. **37**, 31. A Revision of the Genus Dysdercus, excluding the American Species.
2. Cowland & Ruttledge, Bull. Ent. Res. XVIII 2, 159, 1927. Ref. R. A. E. A. **16**, 156 Notes on Cottonstainer in Sudan.
3. Progress Rep. Exp. Sta., (Season 1942—43) Emp. Cott. Corp. 1944. Ref. R. A. E. A. **33**, 91.
4. Hancock, Rept. Dept. Agric. Uganda 1926. Ref. R. A. E. A. **16**, 64.
5. Vrydagh, Publ. Inst. Etude agron. Congo belge **110**, 24, 1941. Ref. R. A. E. A. **31**, 297. Etude sur la biologie da Dysdercus superstitiosus.
6. Pomerog & Holding, 2end Ann. Bull. Nigeria Agric. Dept. 23—58, 1923. Ref. R. A. E. A. **12**, 67. Observations on the life histories of the Cottonstainer Bugs of the Genus Dysdercus.
7. Progress Rep. Exp. Sta., (Season 1941—42) Emp. Cott. Grg. Corp. 1943. Ref. R. A. E. A. **31**, 390.
8. Ballard, E., Evans, G., Bull. Ent. Res. **18**, 1927. Dysdercus sidae in Queensland.
9. Ballard, E., Evans, G., Bull. Ent. Res. **18**, 1928. Dysdercus sidae in Queensland.
10. Janisch, E. u. Märeks, H., Arb. d. biol. Reichsanstalt **20**, 259, 1933. Berechnung der Kettenlinie als Ausdruck der Temperaturabhängigkeit von Lebensvorgängen.
11. Janisch, E. u. Abdel, Aziz., Arb. d. biol. Reichsanstalt **20**, 245, 1933. Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung junger Seidenraupen.
12. Zwölfer, W., Z. angew. Ent. **21**, 333, 1935. Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne Lymantria monacha und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung.
13. Märeks, H., Arb. d. biol. Reichsanstalt **20**, 347, 1933. Der Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Embryonalentwicklung der Mehlmottenschlupfwespe Habrobacon juglandis Ashmead.
14. Zwölfer, W., Z. angew. Ent. **20**, 1, 1934. Studien zur Ökologie, insbesondere der Bevölkerungslehre der Nonne Lymantria monacha.

Scolytidae (Col.) an *Pinus*-Arten in Mittelamerika

I. Das Genus *Ips* De Geer

(4. Beitrag zur Forstentomologie Mittelamerikas)

Von

F. Schwerdtfeger, Göttingen

Mit 28 Abbildungen

Die vom Verfasser während seines Aufenthaltes in Mittelamerika von Mai 1951 bis April 1952 gesammelten Scolytiden — ausschließlich Arten, die an Kiefern leben — sind dankenswerterweise von K. E. Schedl bearbeitet und determiniert worden. Die Ergebnisse der systematischen Arbeit hat Schedl veröffentlicht. In dem vorliegenden Beitrag und den ihm folgenden sollen die an den 27 Borkenkäferarten gemachten Beobachtungen und Untersuchungen unter dem Gesichtspunkt des Forstentomologen zusammengestellt werden.

Die als erste behandelte Gattung *Ips* De Geer ist nach Blackwelder in Mittelamerika südlich von Mexiko mit 3 Arten vertreten: *concinnus* Mann. (= *hirsuta* Eichh. = *radiatae* Hopk., vergl. Schedl), *cribricollis* Eichh. und *interstitialis* Eichh. Darüber hinaus konnten 3 weitere Arten in Guatemala bzw. Honduras festgestellt werden.

Ips concinnus Mannerheim

Die Art wird von Schedl als synonym mit *Tomicus hirsutus* Eichhoff, *Ips mexicanus* Hopkins, *Ips radiatae* Hopkins und *Ips chamberlini* Swaine angesehen.

Sie wurde nach Blandford bereits von Champion in Guatemala in der Nähe von Totonicapán und in den Quiché-Bergen gefunden.

Der Käfer ist 4,0 bis 5,6 mm lang. Der Absturz trägt beiderseits drei Zähne: vorn, in der Nähe der Flügeldeckennaht, einen kleinen, weiter hinten einen etwas größeren und etwa in der Mitte der Absturzumrandung einen derben, weit vorspringenden Zahn, der recht auffällig ist und die Art leicht von anderen unterscheiden läßt (Abb. 28).

Das Fraßbild ist ziemlich unregelmäßig. Die Rammelkammer liegt entweder ganz inmitten der Rinde, so daß sie beim Abheben der Rinde nicht sichtbar ist, oder sie befindet sich vorwiegend im Bast und schürft den Splint leicht. Ihre Form ist veränderlich, ihr Durchmesser etwa 6 mm. Die Muttergänge schneiden in Rinde und Holz ein, liegen gelegentlich aber auch ganz im Bast. Von einer Rammelkammer gehen 1 bis 5, meist 2 bis 3 Gänge aus. Sie verlaufen gebogen oder gekrümmt, unregelmäßig, meist einigermaßen in Richtung der Holzfaser; dann können ein- oder zweiarmige Systeme einem einfachen oder doppelten Längsgang, dreiarmige einem Stimmgabelgang ähneln; sie laufen aber auch quer zur Faser, so daß sterngang- oder gar waagegangähnliche Bilder entstehen. Die Muttergänge sind 8 bis 10 cm lang und knapp 3 mm breit. Rammelkammer und Muttergänge sind bohrmehlfrei. Die Einischen sind groß, etwa 1,5 bis 2 mm breit und 2,5 bis 3 mm tief, in Rinde und Holz eingeschnitten und mit einem derben Pfropfen von braunweiß-gemischtem Bohrmehl verstopft (Abb. 1). Sie liegen ziemlich weit auseinander. Da in jede Nische im Durchschnitt vier Eier gelegt werden (im Gegensatz zu allen anderen

hier besprochenen Arten, deren Nischen jeweils nur ein Ei enthalten), gehen entsprechend viele Larvengänge von ihr ab (Abb. 2), die zunächst fast ausschließlich in der Rinde liegen, das Holz nur eben berühren, zum Teil auch ganz in der Rinde verschwinden und erst zum Ende hin stärker in den Splint eingreifen. Sie verlaufen leicht geschlängelt, im allgemeinen aber geradlinig, liegen, da jeweils mehrere aus einer Einische entspringen, dicht beieinander und divergieren bei zunehmendem Dickenwachstum der Larven, so daß sie strahlenförmig auseinander gehen und keine bestimmte Richtung einhalten; zuweilen kreuzen sie sich (Abb. 3) oder verschwinden die Scheidewände zwischen ihnen ganz oder teilweise,

Abb. 1. Einischen am Ende eines Mutterganges von *Ips concinnus* mit Eiern und Bohrmehlpfropf; dieser etwas beiseitegeschoben, damit die Eier sichtbar werden. Vergr. 5/1

Abb. 2. Stück eines Muttergangs von *Ips concinnus* mit Einischen und von diesen ausgehenden Larvengängen. Vergr. 2/1

Abb. 3. Larvengänge von *Ips concinnus*, von zwei Einischen ausgehend. Vergr. 4/3

Abb. 4. Larvengänge von *Ips concinnus*, miteinander verschmolzen. Vergr. 4/3

Abb. 5. Abnorme Rammelkammer von *Ips concinnus* in *Pinus rudis*. Vergr. 5/4. Straße Quezaltenango-Huehuetenango. 21. 9. 1951

so daß wirre, an Plätzefraß erinnernde Ganggebilde entstehen (Abb. 4). Die Larvengänge werden 6 bis 8 cm lang. Die Puppenwiegen sind oval, 7 bis 8 mm lang, in Faserrichtung in Rinde und Holz eingeschnitten und teilweise mit groben, weißen Bohrspänen ausgekleidet.

Die vorstehende Beschreibung des Fraßbildes gilt für *Pinus ayacahuite* Ehr., in welcher der Käfer mehrfach angetroffen wurde. An einem trockenen Ast von *Pinus rudis* Endl. mit einem Durchmesser von etwa 2,5 cm fand ich ein abweichendes Fraßbild: Die Rammelkammer war bei dünner Rinde scharf in das Holz eingeschnitten, die Muttergänge verliefen meist quer zur Faser und waren sehr unregelmäßig, mit platzartigen Erweiterungen oder Abzweigungen; die Larvengänge lagen vorwiegend in der Rinde, griffen aber scharf in das Holz ein und waren in ihrer ganzen Länge auf diesem sichtbar. In einem anderen Fall wurde in einem kürzlich gehauenen Stämmchen von *Pinus rudis* als Brutbild ein einfacher, nach oben gehender Längsgang gefunden, dessen unterer Teil gebogen war; dicht daneben war ein geschwungener, quer zur Faserrichtung verlaufender Waagegang. Die Fraßbilder sind also außerordentlich unterschiedlich. Der Waagegang ging von einer sehr eigenartigen, großen, mit vielen Auswüchsen versehenen Rammelkammer aus (Abb. 5).

Auf durchschnittlich je 5 mm Länge des Muttergangs entfällt eine Eiablage; ausgebildete Muttergänge von 8 bis 10 cm Länge weisen somit 16 bis 20 Einischen auf. Da jede Nische in der Regel vier Eier enthält, beträgt die Gesamtzahl der Eier je Muttergang 64 bis 80. Bei einer Temperatur von 17° C fertigten die Käfer je Tag eine Einische; die Fertigstellung des Mutterganges bzw. der gesamten Eiablage benötigte also 16 bis 20 Tage. Bei der gleichen Temperatur dauerte die Embryonalentwicklung zehn Tage.

Die vorgenannten Daten wurden zum Teil aus Freilandbeobachtungen, zum Teil aus Versuchen gewonnen. Bei diesen wurden Käfer, die sich bei der Eiablage befanden, den Wirtsbäumen entnommen und im Zimmer in Zuchtkästen an frischgeschnittene, etwa 40 cm lange Rollen von *Pinus ayacahuite* gesetzt; die Mehrzahl der Käfer bohrte sich innerhalb der nächsten Tage ein. In periodischen Abständen wurden die Rollen nacheinander entrindet. Zur unmittelbaren Beobachtung der Eientwicklung wurden Rindenstücke mit Gangenden, die frischabgelegte Eier enthielten, in Petrischalen getan. Die Zimmertemperatur wurde morgens, mittags und abends ermittelt.

In den Versuchen wurden in 4 Muttergängen von insgesamt 185 mm Länge 36 Einischen gezählt; es entfiel also je 1 Einische auf 5,1 mm Gang. In Rindenstücken aus dem Freiland fand sich einmal in 10 untersuchten Muttergängen 1 Einische auf je 6,2 mm Ganglänge, ein anderes Mal in zwei ausgebildeten Gängen von zusammen 175 mm 1 Nische auf je 5,0 mm. Als Höchstzahl wurden in einem 104 mm langen Muttergang 21 Einischen gezählt. Von 42 untersuchten Nischen enthielten

1	2	3	4	5	Eier
1	2	8	30	1	Nischen.

Bei einer Temperatur von 16 bis 18, im Mittel 17° C schlüpften in unter Beobachtung genommenen Gangenden mit frischgelegten Eiern im Durchschnitt je Tag die Eier einer Nische, die Eier der jüngstangelegten Nischen nach 10 Tagen.

Bei einer Temperatur von 17° C fraßen die Larven während der ersten 20 Tage etwa 1 mm Larvengang täglich. Wenn man annimmt, daß dieses Fraßtempo während der ganzen Larvenentwicklung beibehalten wird, ist für die Fertigstellung eines 60 bis 80 mm langen Larvenganges bei dieser Temperatur eine Zeit von 9 bis 11 Wochen erforderlich. Bei einer Durchschnittstemperatur von 19° C dauerte die Larvenentwicklung bis zur Verpuppung rund acht Wochen.

Die letzte Zahl wurde aus folgender Beobachtung geschlossen: Die Eiablage hatte im Versuch begonnen am 21. September. Die Rollen blieben bis zum 4. November in einer Temperatur von 16 bis 18, im Mittel 17° C; dann kamen sie, infolge Wechsels meines Wohnsitzes, bis zum 4. Dezember in eine Temperatur von 16 bis 26, im Mittel 21° C. An diesem Tage war rund die Hälfte der Brut im Larven-, die Hälfte im Puppen-

und Jungkäferstadium. Die Hälfte der Eier war abgelegt worden (bei 18 Tagen Gesamtablegezeit) am 30. September; die Larven der an diesem Tag abgelegten Eier schlüpften nach 10 Tagen, am 10. Oktober. Die Larvenzeit dauerte von diesem Tag bis zum 4. Dezember, also 55 Tage, bei einer Durchschnittstemperatur von 19° C.

Da die Larvengänge zu mehreren von einer Einische ausgehen, sind sie, obwohl diese ziemlich weit auseinander liegen, im allgemeinen sehr dicht gedrängt. Man hat den Eindruck, als ob während der Larvenentwicklung eine erhebliche Raumkonkurrenz eintreten müßte; trotzdem ist dem Augenschein nach die Mortalität im Larvenstadium nicht größer als bei anderen Arten. Dies mag daran liegen, daß, wie die sehr langen Larvengänge zeigen, die Larven mehr als diejenigen anderer Arten ihre Nahrung möglichst weit weg vom Muttergang suchen. Das Gesamtfraßbild dehnt sich stark nach allen Seiten aus; das ist möglich, weil die Elterkäfer bei der Anlage der Fraßbilder im allgemeinen weiten Abstand wahren, so daß jedes System ausreichend Platz hat, sich zu entwickeln.

Die Puppe benötigte bei 17° C Temperatur 12 bis 13 Tage für ihre Entwicklung. Die Jungkäfer bleiben nach dem Schlüpfen verhältnismäßig lange an ihren Brutstätten und üben Reifefraß aus, dessen unregelmäßige Gänge in Rinde und Holz eingreifen und mit braunweiß-gemischtem Bohrmehl gefüllt sind.

Die Entwicklung einer Generation beansprucht also ziemlich lange Zeit, bei einer mittleren Temperatur von 17° C rund 12 bis 14 Wochen bis zum Erscheinen des Jungkäfers. Da dieser nicht gleich brutbereit ist, muß bis zur Eiablage, also bis zum Beginn der neuen Generation, noch ein Zeitraum von vermutlich wenigen Wochen hinzugeschlagen werden. In den Höhenlagen um 3000 m, in denen *Ips concinnus* vorwiegend angetroffen wurde, ist die mittlere Jahrestemperatur wesentlich niedriger als 17° C; außerdem sind die Wintermonate so kalt, daß in ihnen vermutlich die Entwicklung ruht. Es ist deshalb anzunehmen, daß in diesem, seinem eigentlichen Verbreitungsgebiet *Ips concinnus* einjährige Generationsdauer besitzt, während er in den niedrigeren und wärmeren Lagen zwei und mehr Generationen im Jahr vollenden kann.

Für den (nach SCHEDL synonymen) *Ips radiatae* gibt CHAMBERLIN 3 Generationen in Kalifornien an; es überwintern Käfer und Larven in den während des vorangegangenen Sommers getöteten Bäumen.

An phaenologischen Daten wurden die folgenden gewonnen: es wurden gefunden Ende Juli Anfang August 1951 am Eingang der Montañas de las Nubes in 1800 m Höhe aus der Brutstätte ausfliegende Jungkäfer; am 17. und 19. September in der Sierra María Tecúm auf 3000 bis 3100 m Höhe Käfer bei der Eiablage, Eier und Junglarven; am 21. September auf der Cumbre del Aire bei 2800 m Höhe Altlarven, Puppen und Jungkäfer.

Das Vorkommen der Art wurde beobachtet in den verschiedensten Teilen Guatemalas in Höhenlagen zwischen 1800 und 3200 m, vorwiegend zwischen 2700 und 3200 m. Wirtsbaum war in erster Linie *Pinus rudis*, weniger häufig *P. ayacahuite* und selten *Pinus tenuifolia* Benth.

Die Art (im Sinne SCHEDLS) besitzt ein Verbreitungsgebiet, das sich von Guatemala bis nach Alaska erstreckt; in dieser Beziehung ist das Vorkommen vorwiegend in sehr hohen Lagen Guatemalas bemerkenswert. SCHEDL gibt eine Liste von 18 Wirtspflanzen, die neben 16 *Pinus*-Arten auch *Picea sitchensis* und *Pseudotsuga taxifolia* enthält.

Befallen waren liegende Stämme und Teile von stehenden Bäumen, die durch Abschälen der Rinde (bei *Pinus ayacahuite*), durch Brandschäden oder durch vorangegangene Infektion mit *Dendroctonus adjunctus* Blandf.

(bei *Pinus rudis*) stark geschwächt und im Absterben waren. Die Brutgänge wurden gefunden vorwiegend in Stammteilen mit Durchmessern zwischen 5 und 20 cm, aber auch in Ästen mit Durchmessern bis zu 2 cm.

Die forstliche Bedeutung von *Ips concinnus* scheint im allgemeinen gering zu sein. Bisher wurde die Art nur sekundär auftretend, fast ausschließlich in liegenden oder absterbenden Stämmen gefunden. In den Altos Cuchumatanes sah ich allerdings eine stehende, stark aufgeastete *Pinus rudis,* die erheblichen Befall von *Ips concinnus* aufwies und anscheinend durch ihn zum Absterben gebracht wurde; es ist aber auch in diesem Fall anzunehmen, daß die Astung, welche den größten Teil der Krone entnommen hatte, den Baum erheblich geschwächt hatte.

Ips interstitialis Eichhoff

Nach BLANDFORD wurde die Art in Guatemala von CHAMPION in Balheu, San Joaquin und San Gerónimo, Vera Paz, gefunden. BLACKWELDER gibt außerdem British-Honduras als Fundort an.

Der ziemlich große Käfer besitzt eine Länge von 3,8 (nach BLANDFORD 3,6) bis 5,5 mm. Er ist relativ stark behaart. Die Zahnreihe am Absturz besteht beiderseits aus sechs Zähnen (Abb. 28): vorn, in der Nähe der Flügeldeckennaht, ist ein kleines Höckerchen; es folgen drei, etwas enger beieinander stehende Zähne, deren mittelster der größte und stärkste ist;

Abb. 6. Fraßbild von *Ips interstitialis* an *Pinus tenuifolia*. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 22. 8. 1951

Abb. 7. Sternförmiges Fraßbild von *Ips interstitialis* an *Pinus tenuifolia*. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 22. 8. 1951

der fünfte Zahn ist in der Regel etwas derber als der vorangehende und der nachfolgende sechste. Dieser letzte Zahn kann recht schwach ausgebildet sein.

Das Fraßbild ist ein mehrarmiger Längsgang (Abb. 6), der zuweilen durch mehr oder weniger starke Schrägstellung der Muttergänge zu einem Sterngang werden kann (Abb. 7). Bei ausreichend dicker Rinde liegt das Fraßsystem fast nur im Bast; der Splint wird höchstens flach geschürft. Ist die Rinde dünn, so greifen Rammelkammer, Muttergänge und die letzten Teile der Larvengänge kräftig in das Holz ein. Rammelkammer und Muttergänge sind frei von Bohrmehl. Um das Einbohrloch bildet sich zuweilen, aber selten, ein kleiner Harztrichter von etwa 1 cm Durchmesser (Abb. 8). Der Einbohrgang führt schräg aufwärts durch die Rinde in die Rammelkammer; liegt diese im Holz, so ist deutlich der zapfenförmige Zugang zu erkennen. Die Rammelkammer ist unregelmäßig drei- bis viereckig geformt und hat einen Durchmesser von 6 bis 9 mm. Von ihr gehen nach oben und unten meist je 1 bis 2 ziemlich dicht beieinanderliegende Muttergänge in Richtung der Holzfaser ab; die Zahl der Gänge je Fraßbild ist in der Regel 3 bis 4, doch wurden bis 6 Muttergänge von einer Rammelkammer ausgehend gefunden. Die Länge der Muttergänge beträgt 20 bis 25 cm, ihre Breite etwa 2 mm. Die Einischen liegen dort, wo die Eiablage zügig erfolgte, dicht beieinander mit einem mittleren Abstand von etwa 2,5 mm. Die Larvengänge gehen mehr oder weniger senkrecht vom Muttergang ab, verlaufen ziemlich geschlängelt und sind meist bis 35 mm lang; doch fand ich auch je einen Larvengang von 46 bzw. 58 mm Länge. Die Puppenwiegen am Ende der Larvengänge sind oval und liegen in Richtung der Holzfaser. In einem sehr stark ausgetrockneten Stammstück fand ich die Puppen vereinzelt auch inmitten der Rinde.

Abb. 8. Harztrichter am Einbohrloch von *Ips interstitialis* in *Pinus tenuifolia*. Knapp 1/1. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 22. 8. 1951

Die Entwicklungsdauer der Eier betrug in Versuchen mit Rollen von *Pinus rudis* 7 Tage bei einer Durchschnittstemperatur von 20° C, 12 Tage bei einer solchen von 17° C; bei der letztgenannten Temperatur schlüpften im Lauf von 7 Tagen die Eilarven aus 18 hintereinander liegenden Einischen; es waren also bei dieser Temperatur je Tag im Durchschnitt 2,6 Einischen genagt und belegt worden. Die Puppenruhe dauerte bei der gleichen Durchschnittstemperatur von 17° C 10 Tage.

In einem abgehauenen Ast von *Pinus montezumae* fanden sich am 26. September 1951 Altkäfer, Larven und Puppen. Er wurde mitgenommen und bei einer Temperatur von durchschnittlich 17° C aufbewahrt. Nach 20 Tagen waren ausschließlich ziemlich ausgefärbte, mittelbraune Jungkäfer vorhanden. Nach weiteren 10 Tagen fanden sich vereinzelte Ausfluglöcher, die Hauptmasse der Jungkäfer saß noch in der Rinde.

Die Jungkäfer vollführen nach dem Schlüpfen einen Reifefraß in Gestalt unregelmäßiger Gänge, die von den Puppenwiegen ausgehen. Man findet auch Ernährungsfraßgänge, die nicht im Zusammenhang mit dem Brutbild stehen; wahrscheinlich handelt es sich um Regenerationsfraß der Altkäfer (Abb. 9). Die Gänge waren in einem solchen Fall ziemlich stark in das Holz eingeschnitten.

Ips interstitialis scheint mehrere Generationen im Jahr vollenden und Geschwisterbruten ausführen zu können. Infolgedessen sind seine Erscheinungszeiten recht unregelmäßig.

Abb. 9. Wahrscheinlich Regenerationsfraß der Altkäfer von *Ips interstitialis* in *Pinus tenuifolia*. 1/1. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 17. 11. 1951

Abb. 11. Im Harzfluß abgestorbene *Ips interstitialis*, in *Pinus tenuifolia*. Verg. 4/1. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 28. 8. 1951

Abb. 10. Muttergang von *Ips interstitialis* im Zweig einer *Pinus montezumae*. Bei Chiquival, Depto. Huehuetenango, 2200 m. 26. 9. 1951

Bei Guatemala-Ciudad fand ich in 1500 m Höhe an *Pinus tenuifolia:* am 10. August 1951 fast restlos verlassene Fraßbilder, in denen sich nur noch wenige, bereits weitgehend ausgefärbte Jungkäfer aufhielten; am 22. August im Stamm vereinzelt Altkäfer, hauptsächlich Larven, Puppen und Jungkäfer, in den Ästen des gleichen Baumes Käfer bei der Eiablage und Larven in verschiedenen Stadien der Entwicklung bis nahe zur Verpuppungsreife; am 17. November verlassene Fraßsysteme mit wenigen verspäteten Jungkäfern. Zwischen Quezaltenango und Huehuetenango in Höhen von 2200 bis 2300 m wurden an *Pinus montezumae* Lamb. gefunden: am 26. September 1951 Altkäfer, Larven und Puppen, am 11. Oktober Altlarven, Puppen und Jungkäfer in verschiedenen Ausfärbungsstufen. In der Nähe dieses Ortes wurde am 11. Oktober an einer *Pinus montezumae,* die vor 20 Tagen gefällt worden war, eine Einbohrung mit einem einzigen, nach oben verlaufenden Muttergang gefunden, der 13 cm lang war und 35 Einischen, aber noch keine Larven aufwies. Am 21. September waren im gleichen Gebiet kürzlich angeflogene Käfer an einem frischen Stubben von *Pinus oocarpa* Schiede angetroffen worden.

Das Vorkommen der Art wurde an zahlreichen Orten Guatemalas, in Höhen zwischen 550 und 3200 m, vorwiegend zwischen 550 und 2300 m festgestellt. Wirtsbäume waren *Pinus tenuifolia, Pinus montezumae, Pinus rudis, Pinus oocarpa* und *Pinus hondurensis;* daß eine dieser Arten bevorzugt angeflogen wurde, konnte nicht beobachtet werden. Befallen waren stehende Stämme, die anscheinend durch andere Einflüsse geschwächt waren, gefällte Stämme, abgeschnittene Äste und Stücke. An stehend infizierter *Pinus tenuifolia* wurde die Art in Gesellschaft mit *Ips cribricollis* angetroffen derart, daß dieser den oberen Stammteil mit dünner Rinde, *Ips interstitialis* dagegen die unteren Stammstücke mit stärkerer Borke und Durchmessern zwischen 13 und 25 cm besiedelt hatte. Auch an liegender *Pinus montezumae* fand sich *Ips interstitialis* vorwiegend in den unteren, dickborkigen Stammteilen. Doch wurde die Art in liegenden wie in stehenden Bäumen auch in höheren Stammpartien und in Ästen mit Durchmessern von 3 bis 6 cm, in der dickrindigen *P. montezumae* selbst in Zweigen mit 2 cm Durchmesser beobachtet (Abb. 10). Allerdings waren hier regelmäßig nur vereinzelte, später angelegte Brutbilder zu finden, während der Befall am Stamm sehr dicht war, so daß vermutlich die Infektion der Äste nachträglich und aus Mangel an geeigneterem Brutmaterial erfolgte.

Die forstliche Bedeutung von *Ips interstitialis* scheint verhältnismäßig gering zu sein. Wo die Art an stehenden Stämmen gefunden wurde, waren diese durch Feuer geschädigt oder von *Dendroctonus adjunctus* und *Ips cribricollis* (wie der Zustand der Fraßbilder erkennen ließ) vorher besiedelt worden. Auf der anderen Seite weist die gelegentlich zu beobachtende Bildung von Harztrichtern an den Einbohrlöchern darauf hin, daß *Ips interstitialis* auch einigermaßen harzfähige und somit wohl widerstandsfähige Baumteile befallen kann. Es wurden sogar in Harz eingebettete abgestorbene Käfer gefunden, die offenbar den Stamm angegriffen

Abb. 12. *Coeloides*-Kokon im Larvengang von *Ips interstitialis*, aus *Pinus tenuifolia*. Vergr. 7/1. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 17. 11. 1951

Abb. 13. *Coeloides* spec. aus Kokon der Abb. 12

hatten, als dieser noch eine erhebliche Lebenskraft besaß (Abb. 11). Ein abschließendes Urteil über die forstliche Bedeutung der Art lassen die bisherigen Beobachtungen nicht zu.

Als Parasiten der Art wurden in einem dünnrindigen, liegenden Zopfende von *Pinus tenuifolia* Männchen und Weibchen von *Pachyceras xylophagorum* Ratz. (*Hym., Chalc.*, det. H. WICHMANN) sowie Kokons (Abb. 12) gefunden, aus denen später ein Weibchen von *Coeloides* spec. (*Hym., Brac.*, det. H. WICHMANN) schlüpfte (Abb. 13). Der erstgenannte Chalcidier ist auch von G. BECKER in Guatemala aus *Ips interstitialis* gezogen worden (SACHTLEBEN).

Ips confusus Le Conte

Die Art wird von SCHEDL als synonym angesehen mit *Ips lecontei* Swaine und *Ips cloudcrofti* Swaine, möglicherweise auch mit weiteren aus Nordamerika beschriebenen Spezies.

Nach BLACKWELDER ist *Ips confusus* aus Mittelamerika bisher nicht genannt; *Ips cloudcrofti* und *lecontei* werden für Mexiko angeführt. CHAMBERLIN gibt als Verbreitungsgebiet von *Ips confusus* Kalifornien und Oregon an.

Der Käfer ist 4,0—4,5 mm groß, verhältnismäßig dicht und lang behaart. Der Flügeldeckenabsturz trägt beiderseits 5 Zähne (Abb. 28). Die Art gleicht in dieser Hinsicht *Ips cribricollis*, der aber kleiner und weniger auffallend behaart ist.

Ips confusus wurde nur an 3 Stellen gefunden: bei San Martin Jilotepeque in etwa 1900 m Höhe an einer gefällten Kiefer, deren Art nicht mehr festzustellen war; in der Finca Concepción bei San Juan Sac. in 1700 m an gefällter *Pinus oocarpa*; an der Straße Quezaltenango—Huehuetenango bei Rancho alegre, 2200 m, an gefällter *Pinus montezumae*. Den 3 Funden ist gemeinsam, daß sie aus mittleren Höhenlagen stammen, an gefällten Kiefern gemacht wurden und *Ips confusus* sich in Mischinfektion mit *Ips interstitialis*, am dritten Fundort auch mit *Ips cribricollis* befand.

Für die in verhältnismäßig geringer Zahl gesammelten Käfer liegen, abgesehen von den Fundortangaben, keine eigenen Beobachtungen vor.

Nach CHAMBERLIN und KEEN besteht das Fraßbild aus 3—5 von der Rammelkammer mehr oder weniger in Fraßrichtung verlaufenden, gewöhnlich 12,5—25 cm langen Muttergängen, welche tief in den Bast eingreifen und den Splint nur seicht schürfen. Das typische Fraßbild hat 3 Muttergänge in der Anordnung eines auf dem Kopf stehenden Y. Das Weibchen legt 25—50 Eier. Die Larvengänge gehen im rechten Winkel von den Muttergängen ab, verlaufen in der Kambialzone und enden in einer Puppenwiege, die fast ganz in der Rinde liegt. Die Entwicklung verläuft rasch, so daß 2—5 Generationen im Jahr aufeinander folgen können.

SCHEDL nennt als Wirtpflanzen 15 verschiedene *Pinus*-Arten sowie *Picea sitchensis*.

Die Art brütet nach KEEN zwar in liegenden Stämmen und Schlagabraum, geht aber leicht auf lebende Bäume über. CHAMBERLIN sieht *Ips confusus* als primär an. Er wird gefährlich für Jungpflanzen, Stangen und die Gipfelteile älterer Bäume. In Kalifornien hat man versucht, ihn durch Fällen der infizierten Stämme und Verbrennen der Rinde während des Winters zu bekämpfen. KEEN hält derartige Maßnahmen nicht für notwendig, wenn der Schlagabraum verbrannt oder ausgebreitet wird, so daß er in der Sonne bald austrocknet.

Die nordamerikanischen Angaben über die Gefährlichkeit der Art scheinen für Guatemala, wo sie nur in liegenden Stämmen angetroffen wurde, nicht bestätigt zu werden. Doch lassen die wenigen Funde ein Urteil noch nicht zu.

Ips cribricollis Eichhoff

Blandford (1895) nennt die Art als in Mexiko und in Guatemala vorkommend; sie wurde erstmals von Champion in San Gerónimo und San Joaquin in Vera Paz gefunden. Bates (1932) und auf ihn fußend Johnston (1939) sowie Holdridge-Lamb-Mason (1950) haben *Ips cribricollis* in Zusammenhang gebracht mit dem durch *Dendroctonus adjunctus* verursachten Kiefernsterben.

Der Käfer ist 3,0 bis 3,5 mm lang. Die Zahnreihe am Absturz besteht beiderseits aus 5 Zähnen (Abb. 28): sie beginnt mit einem kleinen, spitzen Zähnchen, es folgen zwei beieinander stehende Zähne, von denen der vordere kleiner, der hintere derb und vorragend ist; die beiden letzten Zähne sind wieder schwächer, mehr oder weniger spitz. Der Käfer ist kleiner und weniger auffallend behaart als der ebenfalls fünfzähnige *Ips confusus*.

Das Fraßbild ist ein mehrarmiger Längsgang (Abb. 14). Rammelkammer und Muttergänge liegen bei ausreichend dicker Rinde fast ausschließlich in dieser, bei dünner Rinde schneiden sie in das Holz ein. Die Larvengänge verlaufen zunächst nur in der Rinde und bleiben in ihr, wenn sie dick genug ist; bei dünner Rinde greifen die Gänge der älteren Larven und die Puppenwiegen in das Holz über. Die Rammelkammer ist unregelmäßig geformt, besitzt einen Durchmesser von etwa 4 mm und weist ein kurzes, nach unten gerichtetes Gangstück auf, das zum Einbohrloch führt und zum Auswerfen des Bohrmehles dient. Die 1 bis 4, meist 3 bis 4 Muttergänge sind etwa 1,5 mm breit, 4 bis 11 (in einem Ausnahmefall in *Pinus tecumumani* Schwerdtfeger bis 20), meist 5 bis 8 cm lang, einigermaßen gerade oder geschlängelt, grundsätzlich aber in Richtung der Holzfaser verlaufend und frei von Bohrmehl. Bei dichtem Besatz kommunizieren oft die Muttergänge verschiedener Fraßbilder miteinander (Abb. 15); sie weichen dann auch häufiger von der Faserrichtung ab, ihr Verlauf wird unregelmäßig. Die Einischen sind ungleichmäßig auf beiden Seiten der Muttergänge verteilt; wo zwei Gänge dicht beieinander verlaufen, finden sich die Einischen häufig nur oder vorwiegend auf der dem anderen Gang abgewandten Seite. Auf etwa 3 mm Ganglänge entfällt 1 Einische. Die Larvengänge gehen mehr oder weniger senkrecht vom Muttergang ab, haben aber die Tendenz, in Holzfaserrichtung abzubiegen. Wenn sie, entsprechend dem Wachstum der Larven, breiter werden, können sie sehr dicht beieinander verlaufen und nur dünne Scheidewände zwischen sich lassen. Sie gehen im allgemeinen einander parallel, kreuzen sich aber auch zuweilen. Die Larvengänge erreichen eine Länge von etwa 30, gelegentlich bis zu 40 mm.

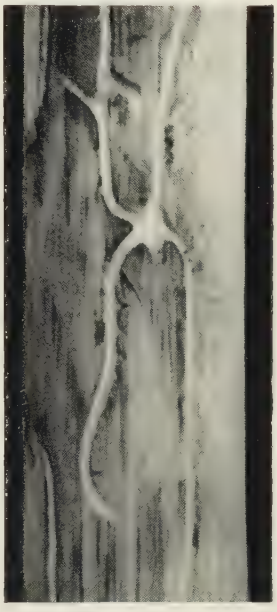

Abb. 14. Rammelkammer und Muttergänge von *Ips cribricollis* an *Pinus tenuifolia*. Etwa 1/1. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 22. 8. 1951

Der Anflug der Käfer an den Wirtsbaum erfolgt wahrscheinlich am Tage: im November und Dezember 1951 beobachtete ich mehrmals Käfer,

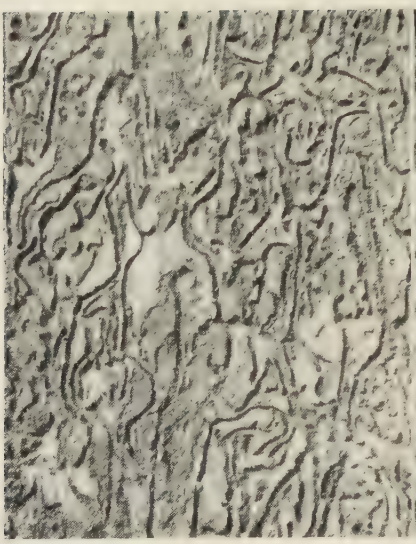

Abb. 15. Fraßbild von *Ips cribricollis* an *Pinus tenuifolia*. Sehr dichter Befall. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 22. 8. 1951

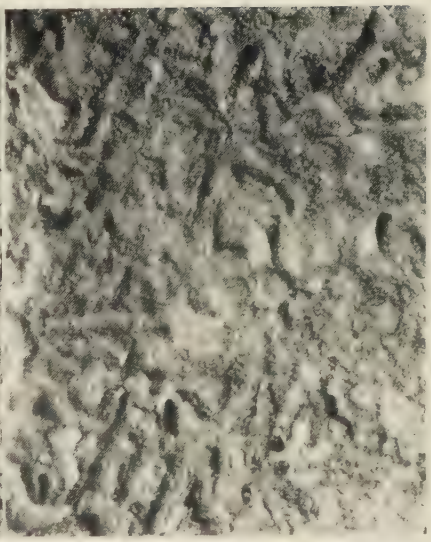

Abb. 16. Fraßbild von *Ips cribricollis* nach Reifefraß der Jungkäfer. Die Bastschicht ist völlig vermulmt. Gleicher Baum wie Abb. 15. 9. 11. 1951

die aus Stammstücken, welche im Zimmer aufbewahrt wurden, ausgeschlüpft waren und tagsüber an das Fenster flogen. Aus Zahl und Länge der an unfertigen Fraßbildern beobachteten Muttergänge läßt sich auf folgenden Verlauf der Anlage des Fraßsystems schließen: Das Männchen bohrt sich schräg aufwärts durch die Rinde bis in die Nähe des Kambiums und legt hier die Rammelkammer an. Ein erstes nachgefolgtes Weibchen wird begattet und beginnt, einen Muttergang in Faserrichtung nach oben, sozusagen in Fortführung des Einbohrloches, zu nagen (Abb. 17 a). Ein zweites Weibchen fertigt einen Muttergang nach unten, der seitlich von der Rammelkammer ausgeht (da unmittelbar nach unten der Einbohrgang zeigt), aber bald in Faserrichtung einbiegt (Abb. 17 b). Ein drittes Weibchen bohrt einen weiteren, entsprechenden Gang von der anderen Seite der Rammelkammer aus. Beide abwärtsgerichteten Muttergänge umschließen Einbohrloch und Zugang (Abb. 17 c). Schließlich legt ein viertes Weibchen einen Gang in Faserrichtung nach oben an, der auch seitlich von der Rammelkammer ausgeht, da der erstgefertigte, am obersten Ende der Rammelkammer entspringende Gang anderes nicht zuläßt (Abb. 17 d). Die jeweiligen Verhältnisse können natürlich dieses Schema abwandeln, die Reihenfolge in der Anlage der Gänge kann sich ändern, es kann bei 2 oder 3 Muttergängen bleiben, ohne daß die übrigen zustande kommen. Die Fertig-

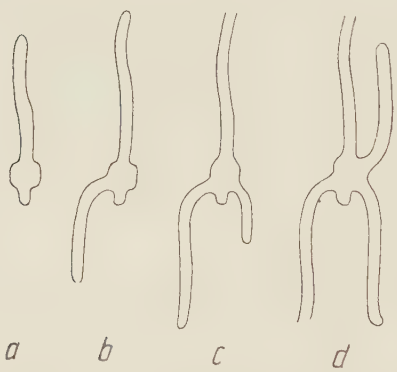

Abb. 17. Schema der Anlage des Fraßsystems bei *Ips cribricollis*

stellung der Muttergänge geht in verhältnismäßig kurzer Zeit vor sich; bei einer mittleren Temperatur von 17° C nagte ein Weibchen je Tag etwa 4 mm Muttergang; die Anlage eines 5 bis 8 cm langen Ganges beanspruchte demnach 13 bis 20 Tage. In der gleichen Zeit war die Eiablage beendet. Man findet je 1 Einische im Durchschnitt auf etwa 3 mm Ganglänge; die Gesamtzahl abgelegter Eier beträgt dann in Muttergängen von 5 bis 8 cm Länge 17 bis 27 Stück, sofern alle Nischen mit einem Ei belegt werden. Als Maxima wurden von mir in einem 107 mm langen Muttergang 35 Einischen, davon 5 leer und 30 belegt, bzw. in einem 200 mm langen Muttergang 45 Einischen, sämtlich belegt, beobachtet. Bei 17° C Durchschnittstemperatur wurden im Mittel je Tag 1,3 Einischen angelegt.

Einige dieser Zahlen wurden in Zuchtversuchen an Rollen von *Pinus pseudostrobus* gewonnen. Bei einer Temperatur von 16 bis 18, im Mittel 17° C wurden von 3 Weibchen im Laufe von 10 bis 33 Tagen je Tag durchschnittlich 3,2 bis 5,4, im Mittel 4,0 mm Muttergang genagt. Auf insgesamt 256 mm Muttergänge wurden 80 Einischen gefunden; auf 1 Einische entfielen also 3,2 mm Gang. Im Durchschnitt von 10 fertiggestellten Muttergängen aus dem Freiland, die zum Vergleich untersucht wurden, entfiel 1 Einische auf 2,7 mm Ganglänge. An freigelegten Muttergängen schlüpften jeweils innerhalb 24 Stunden 1 bis 3 Eilarven; unter der Voraussetzung, daß die Embryonalentwicklung bei der genannten, gleichbleibenden Temperatur nicht stark variiert, ist also die Zahl der täglich abgelegten Eier unterschiedlich gewesen. Im Durchschnitt wurden je Tag 1,3 Einischen genagt und belegt.

Die Embryonalentwicklung dauerte bei einer mittleren Temperatur von 17° C 8 Tage.

Die Larven fraßen bei der gleichen Temperatur durchschnittlich 1,6 mm Larvengang je Tag. Bis zur Verpuppungsreife benötigten sie etwa 25 Tage.

Die Jungkäfer üben, bevor sie ausfliegen, einige Tage lang ausgiebigen Reifefraß aus; bei starkem Besatz kann dadurch das Fraßbild völlig zerstört und die Bastschicht in Mulm verwandelt werden (Abb. 16). Die Käfer verlassen ihre Brutstätte durch kreisrunde Ausfluglöcher (Abbildung 18).

Abb. 18. Ausfluglöcher von *Ips cribricollis* auf der Rinde von *Pinus tenuifolia*. Vergr. 4/3. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 9. 11. 1951

Die Generationsdauer ist verhältnismäßig kurz. Sie beträgt bei einer Mitteltemperatur von 18° C 6 Wochen. Diese Durchschnittstemperatur entspricht derjenigen von Guatemala-Ciudad in einer Höhenlage von 1500 m; hier kann also die Art in einem Jahr 8 bis 9 Generationen vollenden. In höheren Lagen wird die Generationenzahl entsprechend den sich ändernden Temperaturverhältnissen kleiner, in tieferen größer sein.

Zuchtrollen, die am 3. Oktober 1951 besetzt worden waren, wiesen am 16. November, also nach 44 Tagen, schon zahlreiche, von Jungkäfern gebohrte Ausfluglöcher auf. Die Temperatur hatte während der ersten 32 Tage durchschnittlich 17°, während der letzten 12 Tage im Durchschnitt 21,5°, während der ganzen Beobachtungsdauer also im Mittel 18° C betragen.

Die Altkäfer üben anscheinend nach erfolgter Eiablage am Ende des Mutterganges oder an anderen Stellen des gleichen Stammes oder auch an einem anderen Stamm einen Regenerationsfraß aus (Abb. 19), um dann zu einer Geschwisterbrut zu schreiten.

Ein ungewöhnlich langer, an *Pinus tecumumani* gefundener Muttergang wies am Ende Ausbuchtungen und schließlich ungleichmäßige Erweiterungen auf, die auf einen Ernährungsfraß hindeuten. Am 25. September 1951 fand ich die mehrere Meter lange, liegengebliebene Spitze einer gefällten Kiefer. Im unteren Teil waren ausgebildete Brutbilder mit vorwiegend Jungkäfern, wenigen Puppen und ganz vereinzelt Altkäfern; im oberen Teil wurden zweierlei Fraßbilder angetroffen: 1. normale Brutbilder, Altkäfer bei der Eiablage, Eier und kleine Larven; 2. unregelmäßige Gänge ohne Eiablage. Diese waren wahrscheinlich Regenerationsfraß der im unteren Stammteil abgebrüteten Altkäfer; jene stammten entweder von Käfern her, die nachträglich angeflogen waren und unten keinen Platz mehr gefunden hatten, oder sie stellten Geschwisterbruten regenerierter Altkäfer dar.

Infolge der in wärmeren Gebieten raschen Aufeinanderfolge der Generationen und der Möglichkeit von Geschwisterbruten besitzt die Art keine streng festgelegten Erscheinungszeiten. In allen Monaten des Jahres kann man die verschiedenen Entwicklungsstadien finden.

Als Beispiele sollen nur wenige phaenologische Beobachtungen genannt werden. Bei Guatemala-Ciudad in 1500 m Höhe fanden sich am 14. August 1951 Käfer bei der Eiablage; die Muttergänge waren verschieden lang, zum Teil bereits vollendet, Larvengänge waren vorhanden, die meisten noch kurz. Elf Tage später wurden im gleichen Stamm vorwiegend Puppen, daneben Altlarven, Jungkäfer und vereinzelte Altkäfer angetroffen. In einer anderen Kiefer in der Nähe wurden am 22. August eierlegende Käfer, Eier und Larven beobachtet; nur wenige Larvengänge wiesen schon eine Puppenwiege auf. Am 25. September wurden bei Chiquival, an der Straße Quezaltenango nach Huehuetenango, auf 2300 m Höhe, Altkäfer bei der Eiablage, Eier, Larven, Puppen und Jungkäfer gefunden. Am 27. November fanden sich bei San Juan Sac. in 1700 m Höhe vorwiegend Larven in verschiedenen Entwicklungsstufen, daneben Altkäfer, welche die Eiablage offenbar beendet hatten.

Das Vorkommen der Art wurde beobachtet in Guatemala und Honduras an folgenden Kiefernarten und in folgenden Höhenlagen: *Pinus hondurensis* (550 m), *Pinus tennuifolia* (1500 m), *Pinus oocarpa* (1500, 2300 m), *Pinus pseudostrobus* (2040, 2400 m), *Pinus montezumae* (2200 m), *Pinus tecumumani* (2500 m) und *Pinus rudis* (3100 m). Damit wurde *Ips cribricollis* an sämtlichen in Mittelamerika südlich Mexiko vorkommenden *Pinus*-Arten mit Ausnahme der beiden, der *Ayacahuite*-Gruppe angehörenden Spezies *(P. ayacahuite* und *P. strobus chiapensis)* gefunden. Der Käfer stellt also keine strengen Ansprüche an seine Wirtsholzart. Dasselbe gilt für das Klima: Die Fundorte liegen zwischen 550 und 3100 m Höhe mit Jahresmitteltemperaturen von über 23 bis 9° C, mit Monatsmitteltemperaturen, die in den tiefen Lagen zu allen Jahreszeiten ungefähr gleich sind und in den höchsten zwischen etwa 6° im Winter und 14° im Sommer schwanken (SCHWERDTFEGER 1953). Befallen waren liegende und stehende Stämme, und zwar die Stammteile mit verhältnismäßig dünner, leicht oder nicht verborkter Rinde mit einem Durchmesser von 16 cm und weniger, sowie Äste und Zweige bis herab zu einem Durchmesser von 2 cm, in Ausnahmefällen von 1 cm und geringer. In den beobachteten Fällen waren offenbar zunächst die Stammpartien und erst später die Äste infiziert worden.

Befall an liegendem Holz fand sich an allen Kiefernarten und in allen Höhenlagen, an stehenden Stämmen in der Regel dann, wenn diese durch Infektion mit anderen Insekten oder durch starke mechanische Verletzungen

geschwächt waren. So brütete die Art in einer stehenden *Pinus oocarpa* (1500 m Höhe), die von *Dendroctonus mexicanus* Hopk., in einer *Pinus rudis* (3100 m), die von *Dendroctonus adjunctus* Blandf. befallen war, und in einer *Pinus pseudostrobus*, deren Stamm man bis in das Holz hinein geringelt hatte; hier fand sich nur oberhalb der Ringelstelle dichter, unterhalb kein Besatz (Abb. 20); anscheinend war dem Käfer der Bast unterhalb der Ringelstelle zu feucht gewesen. In einigen Fällen wurde *Ips cribricollis* an stehenden Exemplaren von *Pinus tenuifolia* (in 1500 m Höhe) beobachtet, die vor dem Befall keine sichtbare Schwächung erlitten hatten und offenbar gesund gewesen waren.

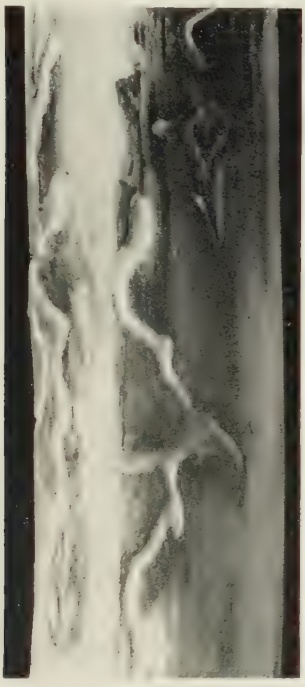

Abb. 19. Regenerationsfraß der Altkäfer von *Ips cribricollis* in *Pinus oocarpa*. Etwa 1 1. Bei Chiquival, Depto. Huehuetenango, 2300 m. 21. 9. 1951

Abb. 20. Geringelter Stamm von *Pinus pseudostrobus*, oberhalb der Ringelstelle dicht besetzt mit Fraßbildern von *Ips cribricollis*, unterhalb kein Befall. Bei Chichicastenango, 2040 m. 27.9. 1951

Die forstliche Bedeutung von *Ips cribricollis* scheint nach diesen letzten Beobachtungen nicht unerheblich zu sein. Zwar wurde die Art vorwiegend in liegenden oder in stehenden, jedoch durch andere Primärursachen stark geschwächten oder bereits absterbenden Stämmen gefunden, doch weisen die Befunde an *Pinus tenuifolia* darauf hin, daß der Käfer zumindest dieser Kiefernart gefährlich werden und sie auch ohne vorhergehende schwere Schädigung abtöten kann. Die Primärinfektion wurde nur an einzelnen oder wenigen Bäumen beobachtet.

In einem Infektionsfall bei Guatemala-Ciudad war der Stamm der etwa 5 m hohen Kiefer überaus dicht mit kürzlich eingedrungenen, Rammelkammern und Muttergänge anlegenden Käfern besetzt. Der Baum trug noch seine gesamte Benadelung, die allerdings welk und hängend, zum Teil schon gebräunt war (Abb. 21). Eine andere Krankheits-

Abb. 21. Von *Ips cribricollis* offenbar primär befallene *Pinus tenuifolia*. Bei Guatemala-Ciudad, 1500 m. 25. 8. 1951

Abb. 22. Derselbe Baum wie Abb. 21, ein Teil der Rinde ist vom Stamm entfernt, der Holzkörper ist dicht bedeckt mit Fraßbildern von *Ips cribricollis*

ursache als der Käferbefall war nicht zu erkennen. Zwar wurde in den dünnen Zweigen noch *Pityophthorus nocturnus* Schedl, *P. subsimilis* n. sp. und *P. delicatus* n. sp. gefunden, doch war dem äußeren Eindruck nach entscheidend für das Absterben des Baumes die Infektion des Stammes mit *Ips cribricollis* (Abb. 22). In einem anderen Fall am gleichen Ort waren aus einer Reihe von 8 bis 10 m hohen, vor 12 Jahren gepflanzten *Pinus tenuifolia* die ersten 5 Kiefern nacheinander abgestorben. Sie erwiesen sich als dicht besetzt mit Fraßbildern, die in den ersten vier Bäumen verlassen waren, im fünften aber Käfer und Brut enthielten; diese letzte Kiefer trug noch teilweise grüne Benadelung. Eine andere, äußerlich sichtbare Krankheitsursache war nicht festzustellen, auch nicht an den freigelegten Wurzeln. Demnach mußte Borkenkäferbefall als wahrscheinliche Todesursache angesehen werden. Eine Analyse des fünften, noch mit Tieren besetzten Stammes ergab: Vom Wurzelanlauf bis 0,5, stellenweise bis 0,9 m Höhe *Dendroctonus valens* Lec., Larven, Puppen und eben geschlüpfte Jungkäfer, keine Altkäfer; es zeigte sich kaum Harzbildung in den Gängen und kein sichtbarer Harzausfluß, woraus zu schließen ist, daß der Befall erfolgte, als das Harzvermögen des Stammes schon stark reduziert war. Anschließend, stellenweise in die *Dendroctonus*-Zone hineinreichend, ab 0,9 m ausschließlich *Ips interstitialis* Eichh., vereinzelt Altkäfer, hauptsächlich Larven, Puppen und Jungkäfer in verschiedener Ausfärbung. Von 2 bis 8 m Höhe *Ips cribricollis* in äußerst dichtem Befall (Abb. 15); die Fraßgänge enthielten keinerlei Insassen mehr. In den Ästen fand sich *Ips cribricollis* bei der Eiablage. Die älteste und ersterfolgte Infektion stammt somit vermutlich von *Ips cribricollis;* die anderen Borkenkäferarten folgten sekundär. In einem dritten Fall, auch bei Guatemala-Ciudad, stand neben einer toten Kiefer, deren Stamm mit verlassenen Fraßbildern von *Ips cribricollis* dicht besetzt war, eine andere Kiefer; ihre Krone war zur oberen Hälfte abgestorben und trug hier braune Nadeln, während die untere Hälfte gesund und grün erschien. Das Stammstück innerhalb des abgewelkten Kronenteils wies dichten Besatz von *Ips cribricollis* auf; der übrige Stamm war frei von Infektion bis auf den Wurzelanlauf, wo *Dendroctonus valens* fraß und seine Tätigkeit durch starke Harzausscheidung verriet. Andere Krankheitsanzeichen ließ der Baum nicht erkennen. Vermutlich haben den oberen, dünnrindigen Stammteil Massen von *Ips cribri-*

collis angegriffen, die aus dem benachbarten, früher infizierten Baum stammten; der Angriff glückte und brachte die obere Kronenhälfte zum Absterben. Nach dem guten Benadelungszustand des unteren Kronenteils zu schließen, war die Kiefer zur Zeit des Angriffs gesund oder höchstens durch die *Dendroctonus*-Infektion am Stammfuß, von der nicht festzustellen war, ob sie älter oder jünger war als der *Ips*-Befall, leicht geschwächt.

Die zuweilen hohe Aggressivität des Käfers, seine Fähigkeit, einen gesunden oder vielleicht auch leicht geschwächten Baum erfolgreich zu besiedeln, beruhte in den beobachteten Fällen vermutlich in der Dichte des Angriffs: die massenhaft anfliegenden Käfer vermochten die Widerstandskraft des Baumes sozusagen schlagartig zu brechen. Die hohe Angriffsdichte bringt aber im Hinblick auf den Massenwechsel der Art den Nachteil mit sich, daß sich wegen Platzmangels die Fraßbilder nicht entwickeln, die Larvengänge nicht ausbilden können, und daß somit infolge zu starker Raum- und Nahrungskonkurrenz die Brut größtenteils zugrunde geht.

An einer stehend, offenbar primär befallenen *Pinus tenuifolia* wurde am 25. August 1951 eine Auszählung vorgenommen, die allerdings bei der Dichte und Unübersichtlichkeit der Fraßsysteme mehr eine Schätzung war; sie ergab die gleiche bis doppelte Zahl von Puppen wie die von Muttergängen. Die gleiche Zahl bedeutet, da die Puppen zur Hälfte Männchen sind und nur die weiblichen Puppen zur Zahl der Muttergänge, also der Weibchen der Elterngeneration, ins Verhältnis gesetzt werden dürfen, eine starke Reduktion. Aber auch die doppelte Zahl von Puppen, die in diesem Entwicklungsstadium noch der Dichte der Mutterkäfer entspricht, bedeutet eine Verminderung der Population, da bis zur Ausreifung der Jungkäfer und bis zum Anlegen der neuen Brut noch eine, unter Umständen erhebliche Mortalität auftritt. Eine andere Auszählung wurde am 25. September 1951 an einer liegend befallenen *Pinus oocarpa* vorgenommen, die fast ausschließlich Jungkäfer aufwies. Auf einer Rindenfläche von 550 qcm wurden ungefähr 60 Muttergänge gezählt; das bedeutet je Muttergang im Durchschnitt eine Rindenfläche von etwa 9 qcm. Theoretisch müßten einem Muttergang von 5 bis 8 cm Länge und beiderseits abgehenden Larvengängen von 3 cm Länge 30 bis 48 qcm Rindenfläche zur Verfügung stehen. Die Besiedelung war also äußerst dicht, die Raumkonkurrenz entsprechend hoch. Einschließlich weniger Puppen und einer Larve wurden rund 140 Jungkäfer gezählt. 70 Jungweibchen entfielen also auf 60 Muttergänge; wenn man noch einige Mortalität bis zur Eiablage in Rechnung stellt, ist die Populationsdichte in den beiden Generationen ungefähr gleich geblieben — am liegend befallenen Stamm.

Die Überwältigung des stehenden, mehr oder weniger gesunden Stammes wird also mit hoher Mortalität der Nachkommenschaft erkauft; vielfach resultiert daraus eine Reduktion der Bevölkerungsdichte von Generation zu Generation. Die Gefahr, daß sich die Art auf diese Weise selbst auslöscht, wird überwunden dadurch, daß erstens auch in dichtest besiedelten Fraßbildern es einigen als erste aus den Eiern geschlüpften Larven gelingt, die Entwicklung auf Kosten der anderen Larven zu Ende zu führen, daß zweitens am stehenden Stamm später ankommende oder auch aus den dichtbesiedelten Stellen abwandernde brutfähige Käfer andere Baumteile, in den beobachteten Fällen die Äste, angriffen, die infolge der durch den Erstbefall eingetretenen allgemeinen Schwächung des Baumes auch dem isolierten Angriff keinen Widerstand mehr zu bieten vermochten; hier fand sich genügend Raum für die erfolgreiche Entwicklung der Brut. Drittens können die Käfer in liegenden oder aus irgendwelchen Ursachen stark geschwächten Stämmen, die kaum mehr zu harzen vermögen, günstige Brutbedingungen finden. Und viertens wird die Nachkommenzahl des einzelnen Käferpaares erhöht durch gegebenenfalls ausgeführte Geschwisterbruten, die bei den obigen Betrachtungen nicht in Rechnung gestellt wurden.

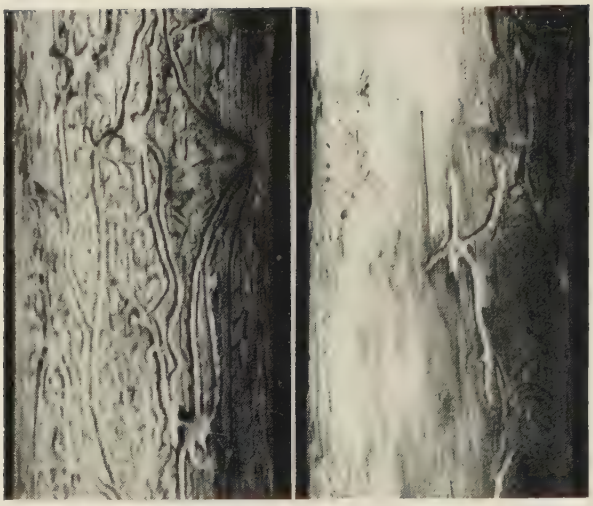

Abb. 23. Entrindetes Schaftstück aus der Krone einer von *Ips cribricollis* befallenen, liegenden *Pinus oocarpa*. Links Unterseite des Schaftes, dicht besetzt mit Fraßbildern; rechts Oberseite, der direkten Besonnung ausgesetzt, teilweise nicht befallen, keine oder wenige Larvengänge. Bei Chiquival, Depto. Huehuetenango, 2300 m. 21. 9. 1951

Die Sterblichkeit wurde in den beobachteten Fällen in weitaus überwiegendem Maße verursacht durch die Raum- und Nahrungskonkurrenz infolge zu dichter Besiedelung. Eine durch Überhitzung oder Austrocknung der Rinde erzeugte Mortalität der Brut zeigte sich in geringem Ausmaß auf der sonnenzugewandten Oberseite liegender Stämme; doch war diese meist von vornherein kaum besiedelt (Abb. 23).

Als Parasiten fand BECKER den Chalcidier *Pachyceras xylophagorum* Ratz.

Ips plastographus Le Conte

Die Art ist nach SCHEDL synonym mit *Ips integer* Eichhoff. Für Mittelamerika südlich von Mexiko ist sie bisher nicht genannt (BLACKWELDER).

Der Käfer ist 4,3—5,0 mm lang; der Flügeldeckenabsturz trägt 4 Zähne (Abb. 28); seine Apikalkante springt (im Unterschied zu dem ebenfalls vierzähnigen, aber kleineren *Ips bonanseai*) kräftig vor.

Über die Lebensweise der von mir verhältnismäßig selten gefundenen Art liegen nur wenige Beobachtungen vor. Das Fraßbild war in den 3 Fällen, in denen es einwandfrei auf *Ips plastographus* zurückgeführt werden konnte, ein doppelarmiger Längsgang: von einer Rammelkammer aus verlief je ein Muttergang nach oben und unten. CHAMBERLIN und KEEN geben als typisches Fraßbild ein dreiarmiges Gangsystem an. Die Rammelkammer war in den von mir beobachteten Fällen groß, in Holzfaserrichtung gestreckt, etwa 9 mm breit und 18 mm lang (Abb. 24). Die jeweils 2 Muttergänge waren etwa 2,5 mm breit und maximal, nach Abschluß der Eiablage, rund 12 cm lang; CHAMBERLIN und KEEN nennen Längen von 12,5 bis 37,5 cm. Die Gänge verliefen ziemlich gerade in der Faserrichtung und besaßen Luftlöcher. Die Einischen waren ungleichmäßig verteilt; sie fanden sich zum Teil nur auf einer Seite des Ganges, zum Teil wechselten belegte mit unbelegten Strecken ab. Auf den belegten Strecken lagen die Nischen sehr dicht, fast unmittelbar nebeneinander (Abb. 24). Insgesamt 326 mm Muttergang enthielten 303 Eiablagen; 1 Einische entfiel also auf etwa 1,1 mm Ganglänge. Die Larvengänge verliefen entsprechend dicht, meist schräg zur Holzfaser und gern in Faserrichtung einbiegend. Gelegentlich durchschnitten sie einander. Als größte Länge wurden 80 mm gemessen.

Die Generationsdauer soll kurz sein und in Kalifornien während des Sommers 6—8 Wochen in Anspruch nehmen; innerhalb eines Jahres kann die Art hier 3—5 (KEEN) bzw. 5—6 (CHAMBERLIN) Generationen vollenden.

Das Vorkommen von *Ips plastographus* wurde in Guatemala an verschiedenen Orten des sich von der Hauptstadt nach Quezaltenango erstreckenden Gebirgszuges beobachtet, in Höhenlagen zwischen 1500 und 2600, vorwiegend zwischen 2350 und 2600 m. Wirtspflanzen waren in erster Linie *Pinus rudis*, daneben *P. pseudostrobus* und *P. tenuifolia*.

Nach SCHEDL hat die Art (einschließlich des synonymen *Ips integer*) eine Nordsüdverbreitung von British Columbia längs der pazifischen Küste über Arizona und Mexiko bis nach Guatemala. Als Wirtspflanzen werden innerhalb dieses Gebietes 13 *Pinus*-Arten und *Larix occidentalis* genannt.

Abb. 24. Fraßbild von *Ips plastographus* an *Pinus pseudostrobus*. Bei Momostenango, 2610 m. 10. 9. 1951

Ips plastographus wurde in einem Fall in einer stehenden, von *Dendroctonus adjunctus* abgetöteten Kiefer, in allen übrigen Fällen in gefällten, liegenden Stämmen bzw. Wipfelstücken gefunden. Das Auftreten war also sekundär, und die forstliche Bedeutung der Art muß nach diesen Befunden als unerheblich angesehen werden. Auch die nordamerikanischen Autoren betonen, daß *Ips plastographus* vorwiegend in Stämmen und Ästen gefällter Bäume zu finden ist, gelegentlich aber geschwächte oder sterbende Kiefern befalle und dabei oft mit *Dendroctonus* und anderen Arten von *Ips* zusammenarbeite (CHAMBERLIN).

Ips bonanseai Hopkins

Die Art war bisher nur aus Mexiko bekannt (BLACKWELDER, SCHEDL) und wurde erstmalig in Guatemala von BECKER bei Quezaltenango gefunden.

Der Käfer ist 3,3 bis 4,0 mm lang. Die Zahnreihe beiderseits des Absturzes besteht aus 4 Zähnen (Abb. 28); sie beginnt vorn in der Nähe der Flügeldeckennaht mit einem kleinen Zahn, es folgen zwei höher emporragende, dicht beieinander stehende Zähne, die durch einen verhältnismäßig flachen Einschnitt (entsprechend einem Sattel zwischen zwei Bergen) getrennt sind; den Abschluß bildet ein vierter, isoliert stehender Zahn. Die Apikalkante des Absturzes ist (im Gegensatz zum ebenfalls vierzähnigen, aber größeren *Ips plastographus*) seitlich kaum abgesetzt.

Das Fraßbild ist ein mehrarmiger Längsgang und ähnelt dem von *Ips cribricollis*. Die Rammelkammer liegt teils in der Rinde, teils im Splint, ist vieleckig geformt und hat einen Durchmesser von etwa 5 mm.

Abb. 25. Rammelkammer und Anfang der Muttergänge von *Ips bonanseai* in *Pinus pseudostrobus*. Vergr. 3/2. Bei Quezaltenango, 2500 m. 9. 9. 1951

Abb. 26. Fraßbild von *Ips bonanseai* in *Pinus pseudostrobus*. Bei Quezaltenango, 2500 m. 20. 12. 1951

In der Regel ist der kurze, zapfenförmig in das Holz einschneidende Einbohrgang zu erkennen (Abb. 25). Die 1 bis 5, meist 2 bis 4 Muttergänge gehen nach oben und unten in Faserrichtung von der Rammelkammer ab und schneiden etwa ebenso tief in Rinde und Holz ein wie diese. Sie verlaufen nahezu geradlinig bis leicht geschlängelt, sind etwa 2 mm breit und werden 8 bis 11, gelegentlich bis 16 cm lang (Abb. 26). Rammelkammer und Muttergänge sind frei von Bohrmehl. Die Einischen sind mehr in die Rinde als in das Holz eingeschnitten und mit vorwiegend braunem Bohrmehl verschlossen. Sie sind recht ungleichmäßig verteilt, häufig zu Beginn des Muttergangs viel dichter beieinanderliegend als später. Die Larvengänge gehen senkrecht oder, wo sie eng zusammen verlaufen, im Winkel vom Muttergang ab, schlagen dann aber wieder die Richtung quer zur Holzfaser, also senkrecht zum Muttergang ein; sie halten ziemlichen Abstand voneinander. Sie sind scharf in die Rinde eingeschnitten, das Holz kaum berührend, und dicht mit braunem Bohrmehl gefüllt. Nach einer gewissen Fraßdauer kehrt die Larve im eigenen Gang, ihn etwas erweiternd, um und legt, etwa in der Mitte des Larvenganges, die Puppenwiege an (Abb. 27). Der Larvengang ist etwa 25 mm, aber auch bis 50 mm lang und am Ende, wo die Larve umgekehrt ist, etwa 2 mm breit. Die Puppenwiege liegt scheinbar inmitten des Larvengangs, ist rund bis oval und hat einen größten Durchmesser von etwa 5 mm; sie greift vorwiegend in die Rinde und nur seicht in das Holz ein.

Die eigenartige und auffallende Form der Verpuppung inmitten des Larvenganges wird von PERRY, der die Lebensweise von *Ips bonanseai* nach seinen Beobachtungen in Mexiko kurz schildert, nicht erwähnt.

Die Eiablage geht offenbar zu Anfang des Muttergangs rascher vonstatten als später. Sechs wahllos herausgegriffene Muttergänge von durchschnittlich 9 cm Länge wiesen im Durchschnitt im ersten Drittel ihrer Länge 12, im zweiten 8 und im letzten Drittel 6 Einischen auf; je 1 Einische entfiel also auf 2,5 bzw. 3,8 bzw. 5,0 mm Ganglänge. Nach Schlüpfbeobachtungen wurden bei 17° C zunächst 2 Eier je Tag, später wesentlich weniger gelegt. Bei der gleichen Temperatur wurde der Muttergang täglich um durchschnittlich 5 mm verlängert; zur Fertigstellung eines üblichen

Abb. 27. Von einem Muttergang (unten) ausgehende Larvengänge mit Puppenwiegen, Puppen und Jungkäfern von ***Ips bonanseai*** ; in ***Pinus pseudostrobus***. Vergr. 2/1. Quezaltenango, 2500 m. 14. 10. 1951

Muttergan ges von 8 bis 11 cm Länge und zur Ablage sämtlicher Eier werden demnach 16 bis 22 Tage benötigt. Die Embryonalentwicklung dauerte bei 17° C Durchschnittstemperatur 7 Tage.

Die Zahlenangaben wurden bei dieser Art durch laufende Beobachtung eines Aststückes gewonnen, das befallen aus dem Freiland in das Zimmer eingetragen wurde. Alle 10 Tage wurde ein Teil der Fraßgänge geöffnet und analysiert. An fünf aufeinanderfolgenden Kontrolltagen fand sich folgende Verteilung der Entwicklungsstadien:

Datum	Gefundene Nachkommen	davon in Prozent			
		Eier	Larven	Puppen	Jungkäfer
14. 9. 51	78	63	37		
24. 9. 51	112	20	80		
4. 10. 51	143		37	59	4
14. 10. 51	36		31	44	25
24. 10. 51	31			3	97

Danach waren 50% der Eilarven geschlüpft etwa am 17. 9. und 50% der Larven verpuppt etwa am 6. 10., das heißt:

Die Entwicklung der Larven dauerte bei einer Durchschnittstemperatur von 17° C etwa 19 Tage. Der Larvengang verlängerte sich dabei täglich um etwa 2 mm. Die Dauer der Puppenruhe wurde durch direkte Beobachtung bei gleicher Temperatur mit 6 bis 7 Tagen ermittelt.

Die Jungkäfer blieben etwa 10 Tage unter der Rinde und vollführten Reifefraß; sie nagten von der Puppenwiege ausgehende, unregelmäßige, gang- bis platzförmige, in die Rinde und verhältnismäßig tief in das Holz eingreifende, mit braunweißgemischtem Bohrmehl angefüllte Gänge. Beim Ausfliegen benutzten mehrere Käfer das gleiche Ausbohrloch; 16 Jungkäfer verließen durch 3 Ausfluglöcher das Stammstück.

Unter der Voraussetzung, daß diese Jungkäfer sogleich zur Eiablage schritten, betrug somit die Generationsdauer bei einer Durchschnittstemperatur von 17° C rund 6 Wochen.

Setzt man die Zahl der ausgekommenen Jungkäfer zur Zahl der angelegten Einischen in Beziehung, so betrug die Sterblichkeit der Nachkommenschaft in dem beobachteten Aststück 52%. Davon entfielen 6% auf Einischen, aus denen sich keine Larvengänge entwickelt hatten; es muß dahingestellt bleiben, ob sie nicht belegt worden waren, oder ob die Eier aus irgendwelchen Ursachen abstarben. Die restlichen 46% Sterblichkeit sind im Larvenstadium aufgetreten, vermutlich infolge Raumkonkurrenz, da sonstige Mortalitätsfaktoren, insbesondere Räuber und Parasiten, in dem Aststück nicht beobachtet wurden. Auf 384 qcm Rindenfläche wurden Muttergänge in einer Gesamtlänge von 192 cm gefunden; auf 10 cm Muttergang entfiel also eine Rindenfläche von 20 qcm. Rechnet man die Länge der Larvengänge mit beiderseits 25 mm, so sind zur vollen Ausbildung des Fraßsystems für 10 cm Muttergang 50 qcm Fläche erforderlich. Das Aststück war also überbesiedelt.

Das Vorkommen von *Ips bonanseai* wurde festgestellt in der Umgebung von Guatemala Ciudad, von Quezaltenango sowie bei Poptún, sämtlich in Guatemala. Der Befall fand sich an einer frisch gefällten *Pinus hondurensis* (550 m Höhe), an einem Ast einer lebenden *Pinus tenuifolia* (1700 m), der eine große Holzgalle trug, in abgeschlagenen Ästen einer *Pinus pseudostrobus* (2400 m), deren Nadeln welk, aber noch grün waren, sowie in *Pinus rudis* (2500 m), die von *Dendroctonus adjunctus* zum Absterben gebracht waren.

Die Funde deuten darauf hin, daß *Ips bonanseai* zwar sekundär ist, aber relativ frisches Gewebe befällt. Seine forstliche Bedeutung dürfte nicht groß sein.

Nach PERRY greift die Art in Mexiko Kiefern an, die von *Dendroctonus mexicanus* befallen und bereits im Harzungsvermögen stark geschwächt sind; die Infektion erfolgt erst, wenn die Nadeln der Kiefer zu welken beginnen und *Dendroctonus* sich schon im Junglarvenstadium befindet. Der Befall beschränkte sich auf die oberen Stammteile bis zu einem Durchmesser von 15 cm und auf die Basen der stärkeren Äste.

Zum Vorkommen der *Ips*-Arten in Mittelamerika

In der nachfolgenden Übersicht ist für die 6 in Mittelamerika beobachteten *Ips*-Arten[1]) zusammengestellt, wie oft sie von mir in verschiedenen Höhenstufen gefunden wurden. Für jede Höhenlage ist die ungefähre durchschnittliche Jahrestemperatur (nach SCHWERDTFEGER 1953) angegeben:

Höhe in m:	501-1000	1001-1500	1501-2000	2001-2500	2501-3000	3001-3500
mittlere Jahrestemperatur, °C	23	20	17	14	12	8
Ips bonanseai	1	—	1	4		—
Ips interstitialis	4	5	2	7	—	2
Ips cribricollis	3	5	2	8		1
Ips plastographus	—	1	—	5	2	—
Ips confusus	—	—	2	1	—	—
Ips concinnus	—	—	2	1	6	6

Trotz des naturgemäß nur relativen Wertes, welchen die Fundzahlen besitzen, zeigt sich deutlich, daß die Arten hinsichtlich ihrer vertikalen Verbreitung Unterschiede aufweisen: die drei erstgenannten Spezies kom-

[1]) Zu ihnen gehört nicht der von G. BECKER (1955) genannte *Ips oregoni* Eichh. Das Einzelstück, auf das sich diese Angabe bezieht, ist offenbar nicht richtig determiniert worden; jedenfalls wird in der zusammenfassenden Arbeit von SCHEDL die Art nicht mehr genannt.

men vorwiegend in den niederen und mittleren, die drei letztgenannten nur in den mittleren und hohen Lagen vor. Bemerkenswert ist, daß die Verbreitungsgebiete von *Ips bonanseai, interstitialis* und *cribricollis,* welche im allgemeinen in Höhen von 501 bis 2500 m gefunden wurden, sich auf Mittelamerika und Mexiko beschränken, während *Ips plastographus* und *confusus,* welche in den tiefstgelegenen Gebieten nicht, sondern in mittleren Lagen zwischen 1001 und 3000 bzw. 1501 und 2500 m angetroffen wurden, weiter nördlich bis Britisch-Columbia vorkommen; *Ips concinnus* schließlich, der sich nur in mittleren und hohen Lagen zwischen 1501 und 3500 m fand, hat ein Verbreitungsgebiet, welches von Guatemala bis nach Alaska reicht (SCHEDL). Es zeigt sich also eine gewisse Parallelität zwischen der Vertikalverbreitung der Arten in Mittelamerika und ihrer Horizontalverbreitung nach Norden hin.

In einer weiteren Übersicht sind die Fundzahlen nach den in Mittelamerika südlich von Mexiko vorkommenden *Pinus*-Arten zusammengestellt:

	Pinus ayacahuite	*tenuifolia*	*pseudostrobus*	*montezumae*	*rudis*	*oocarpa*	*tecumumani*	*hondurensis*
Ips bonanseai	—	1	1	—	3	—	—	1
Ips interstitialis	—	6	—	6	2	2	—	4
Ips cribricollis	—	4	2	3	1	5	1	3
Ips plastographus	—	1	1	—	6	—	—	—
Ips confusus	—	—	—	1	—	1	—	—
Ips concinnus	4	2	—	—	11	—	—	—

Die Reihenfolge der Kiefernarten entspricht ihrer systematischen Verwandtschaft (vgl. SCHWERDTFEGER 1953). Die *Ips*-Arten sind in der gleichen Folge wie in der vorhergehenden Übersicht, also nach ihrer Vertikalverbreitung, aufgeführt.

Borkenkäfer der Gattung *Ips* wurden an 8 von den 9 in Mittelamerika vorkommenden *Pinus*-Arten gefunden; nur an *Pinus strobus chiapensis* wurde kein *Ips* festgestellt, was darauf zurückzuführen sein dürfte, daß das sehr entlegene Gebiet, in dem diese Kiefer wächst, nur an einem einzigen Tag besucht werden konnte.

Das Auftreten einer *Ips*-Art beschränkt sich nicht auf nahverwandte Kiefern; sämtliche genannten Borkenkäfer kamen auf *Pinus*-Arten verschiedener Verwandtschaftsgrade vor. Die typischen mittelamerikanischen *Ips*-Arten (die drei erstgenannten) wurden im allgemeinen an mehr, nämlich an 4 bis 7 Kiefernarten gefunden als die Spezies, deren Verbreitung weit nach Nordamerika hinein reicht (die drei letztgenannten): sie wurden nur an 2 bis 3 *Pinus*-Arten angetroffen.

Die meisten *Ips*-Arten fanden sich an *Pinus tenuifolia* und an *P. rudis,* die wenigsten, nur je eine Art, an *Pinus tecumumani* und *P. ayacahuite. Pinus tecumumani* ist selbst relativ selten, *P. ayacahuite* dagegen ist weit verbreitet und wird von Menschen, der sie stehend auf Gerbrinde nutzt, schwer mißhandelt; daß sie trotzdem von *Ips*-Arten wie auch von Scolytiden allgemein wenig befallen wird, ist bemerkenswert.

Bestimmungstabellen der mittelamerikanischen *Ips*-Arten

Bestimmung der Käfer

Die Gattung *Ips* ist gekennzeichnet durch ausgehöhlten Absturz der Flügeldecken, dessen Seitenränder mit deutlich sichtbaren Zähnen besetzt sind (Abb. 28):

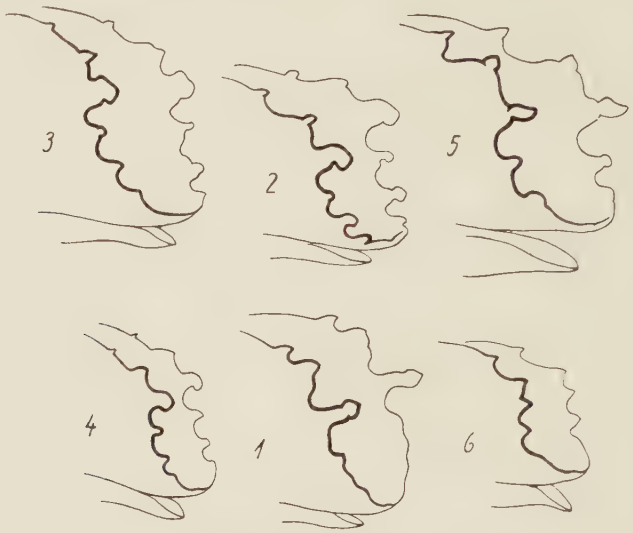

Abb. 28. Abdominalenden der 6 mittelamerikanischen *Ips*-Arten: 1 *concinnus*, 2 *interstitialis*, 3 *confusus*, 4 *cribricollis*, 5 *plastographus*, 6 *bonanseai*

1	Zahl der Zähne am Absturz beiderseits 3, der unterste am längsten und kräftigsten	*Ips concinnus*
	Mehr als 3 Zähne an jeder Seite des Absturzes	2
2	Zahl der Zähne beiderseits 6	*Ips interstitialis*
	Zahl der Zähne beiderseits 5	3
	Zahl der Zähne beiderseits 4	4
3	Käfer 4,0 bis 4,5 mm lang, verhältnismäßig lang und dicht behaart	*Ips confusus*
	Käfer 3,0 bis 3,5 mm lang, weniger auffallend behaart	*Ips cribricollis*
4	Käfer 4,3 bis 5,0 mm lang, untere Kante des Absturzes deutlich vorspringend	*Ips plastographus*
	Käfer 3,3 bis 4,0 mm lang, untere Kante des Absturzes kaum abgesetzt	*Ips bonanseai*

Bestimmung der Fraßbilder

Die Fraßbilder der *Ips*-Arten sind charakterisiert durch regelmäßig mehrere, mindestens zwei von einer Rammelkammer in Richtung der Holzfaser oder sternförmig verlaufende Muttergänge; die Breite der Muttergänge beträgt 1,5 mm und mehr.

1	Von jeder Einische gehen mehrere, durchschnittlich 4 Larvengänge aus	*Ips concinnus*
	Von jeder Einische geht nur 1 Larvengang aus	2
2	Die Puppenwiege liegt inmitten des Larvenganges	*Ips bonanseai*
	Die Puppenwiege liegt am Ende des Larvenganges	3
3	Zahl der Muttergänge meist 2, auch 3; Breite der Muttergänge 2,5 mm	*Ips plastographus*
	Zahl der Muttergänge meist 3 bis 4 (5)	4
4	Breite der Muttergänge 1,5 mm	*Ips cribricollis*
	Breite der Muttergänge 2 mm	*Ips interstitialis*, *Ips confusus*

Zusammenfassung

Bionomie, Ökologie, Verbreitung und forstliche Bedeutung von sechs mittelamerikanischen, in Guatemala und Honduras an *Pinus*-Arten vorkommenden Spezies der Gattung *Ips* De Geer werden beschrieben; es sind dies *Ips concinnus* Mannerheim, *Ips interstitialis* Eichhoff, *Ips confusus* Le Conte, *Ips cribricollis* Eichhoff, *Ips plastographus* Le Conte und *Ips bonanseai* Hopkins. Eine Bestimmungstabelle nach kennzeichnenden Merkmalen der Käfer und der Fraßbilder ist angefügt.

Summary

The bionomics, ecology, distribution and importance to forestry of six species of the genus *Ips* Degeer, occurring on *Pinus* spp. in Guatemala and Honduras, are described. These are *Ips concinnus* Mannerheim, *Ips interstitialis* Eichhoff, *Ips confusus* Leconte, *Ips cribricollis* Eichhoff, *Ips plastographus* Leconte and *Ips bonanseai* Hopkins. A key for the identification of the beetles and their galleries is appended.

Literaturverzeichnis

Bates, M., Insectos novicos. Estudio de las principales Plagas Guatemaltecas, con algunas Datos de Honduras y El Salvador. Guatemala 1932.

Becker, G., Grundzüge der Insektensuccession in *Pinus*-Arten der Gebirge von Guatemala. Z. f. ang. Entomologie **37**, 1—28, 1955.

Blackwelder, R. E., Checklist of the Coleopterous Insects of Mexico, Central America, The West Indies, and South America. Part 5. Washington 1947.

Blandford, W. F. H., Scolytidae. In: Biologia Centrali-Americana. Coleoptera. Vol. IV, Part 6, p. 81—298. 1895.

Chamberlin, W. J., The Bark and Timber Beetles of North America. Corvallis, Oregon. 1939.

Doane, R. W., van Dyke, E. C., Chamberlin, W. J., Burke, H. E., Forest Insects. New York and London 1936.

Holdridge, L. R., Lamb, F. B., Mason, B., Los Bosques de Guatemala. Informe General de Silvicultura, Manejo y Posibilidades Industriales de los Recursos Forestales de Guatemala. Turrialba, Costarica. 1950.

Johnston, J. R., Enfermedades y Plagas de Insectos que atacan los Pinos en Guatemala. Guatemala 1939.

Keen, F. P., Insect Enemies of Western Forests. Washington 1952.

Perry, J. P., Especies de Escarabajos de la Corteza del Pino en México Central. Unasylva **5**, 1951, 160—167.

Sachtleben, H., Die parasitischen Hymenopteren des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Beitr. z. Entomologie **2**, 1952, 137—189.

Schedl, K. E., Die Kiefern-Borkenkäfer Guatemalas. Z. f. ang. Entomologie **38**, 1955, 1—48.

Schwerdtfeger, F., Los Pinos de Guatemala. Roma 1953.

Aus dem Institut für angewandte Zoologie, München

Untersuchungen über *Ips typographus* L. und seine Umwelt*)

Asilidae, Raubfliegen

Von

Heinrich E. Wichmann, Hebertshausen-München

Die Asiliden sind bekannt als kräftige allgemeine Insektenräuber. Von ihren Spähsitzen auf Bäumen, Pfählen, Stöcken u. ä., wo sie kopfabwärts lauern, stoßen sie blitzschnell auf ihre Beute, vorüberfliegende Insekten. Sie überwältigen selbst weit größere und stark chitinisierte Tiere.

Anscheinend ist die Beute ebenso rasch getötet wie sie erfaßt wurde. Der Räuber saugt sie dann im Sitze verschieden lange und vermutlich verschieden gründlich aus.

Bei Käfern geschieht der Einstich am Halse, in der Thorakalkerbe oder auch zwischen den Flügeldecken. Von Raubfliegen getötete Buchdrucker zeigen meist eine charakteristische T o d e s h a l t u n g : Die Flügeldecken haben sich aus ihrer Sperre gelöst, sind mäßig aufgesprungen und die Flügel spannungslos halb entfaltet. Wie es zu dieser Haltung kommt, ist unbekannt.

Die hier behandelten Raubfliegenarten sind an den Wald gebunden. Ihre bevorzugten Aufenthaltsorte sind Weg- und Schlagränder, Schläge mit Stöcken, überhaupt offener, sonniger Wald. Jüngere geschlossene Bestände mit ihrem relativen Schatten erfüllen nicht die Ansprüche an den Aktionsraum.

Zählungen an übersichtlichen Schlagrändern scheinen mir zu zeigen, daß die unteren 5—8 m der (Fichten-)Stämme als Spähsitz bevorzugt werden. Im hier gegebenen Zusammenhange ist dies nicht bedeutungslos, da in dieser Schicht der Flug größerer Insekten am dichtesten ist.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen wurden in den Fichtenwäldern der oberbayrischen Hochebene, bei der Schadvermehrung des *Ips typographus* L. 1946—49 und 1951—53 in den auf kleine Herde eingeschränkten Vorkommen des Buchdruckers, besonders im Ottershausener Walde, angestellt.

Sie betrafen in der Hauptsache *Laphria gilva* L., als führende Art. *Laphria flava* L., die kleinere, war stets vertreten, aber doch zweitrangig. Der große *Machimus atricapillus* Fall. zeigte sich überall nur in Einzelstücken. Häufiger war er am Alpenrande, so in den Wäldern von Spöck bei Rosenheim.

Für die Bestimmung der Raubfliegen habe ich Herrn Prof. Dr. E. L i n d n e r , Stuttgart, zu danken.

*) Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sage ich für die Förderung meiner Untersuchungen geziemenden Dank.

1. *Laphria gilva* L.

Die frühesten Stücke erschienen Mitte Mai (1947, 1948) in den Buchdruckerbeständen, zu einem Zeitpunkte, wo, regellose Nachzügler ausgenommen, der erste *typographus*-Flug vorbei war. Ab Juni waren die Lokalpopulationen der Raubfliege aufgefüllt und hielten sich in gleicher Höhe bis in den September. Die spätesten Stücke wurden im Oktober 1952 vermerkt. Die Lebensdauer des Tieres ist unbekannt; darum fehlen Anhaltspunkte, wie in der Saison die Individuen einander ablösen.

Die wirksamste Begegnung des Räubers mit dem Buchdrucker setzt ein mit dem Ausfluge der Altkäfer der I. Generation und deren anschließend im Freien erscheinenden Nachkommen. In den Jahren schwacher Populationen verkürzt die jetzt geschlossenere Generations-Rhythmik die Begegnung. Bei längerer Massenvermehrung gehen die Käferschübe mit den entsprechenden Folgen, mehr und mehr ineinander über.

Laphria gilva scheint ziemlich ortstreu zu sein. Ein am 21. Juli (1947) an einem langen Schlagrande markiertes ♀ konnte durch 15 Tage innerhalb eines Bereiches von 25 m gesehen werden. Ein am gleichen Tage markiertes zweites Stück verschwand nach 6 Tagen, wurde aber am 31. Juli, 1. u. 5. August 40 m vom ursprünglichen Punkte entfernt, wiederaufgefunden. — Die Ortstreue steht einer Anreicherung von Laphrien, durch Zuwandern in Räume reichen *typographus*-Fluges entgegen. Außerdem ist das Beuteangebot an indifferenten Insekten wohl überall reichlich genug, um ihnen ein Verbleiben zu erlauben.

Ein Verzeichnis der Beutetiere von *Laphria gilva* enthielte einen wesentlichen Teil der größeren Fliegen und tagfliegenden Käfer, nebst zahlreichen Kleinschmetterlingen der jeweiligen Örtlichkeit und Zeit. In den ersten Jahren meiner *typographus*-Studien konnte ich diesen Beziehungen eines doch zweitrangigen Räubers keine Zeit widmen, und später haben, wie noch zu erörtern, menschliche Eingriffe die Lebensverhältnisse der Fliege allgemein so verschlechtert, daß ein solcher Versuch nicht mehr lohnte.

Ips typographus tritt zu den sonstigen Beutetieren je nach seiner Flugdichte nächst den Sitzen der Räuber. Dies kann sich aber, sogar bei starkem Buchdruckerflug schon auf kleinen Entfernungen ändern:

So schloß in einem Falle ein 20jähriger dichter Fichtenstreifen von 11 m Breite die Sitze von 6 Laphrien einer Schlagwand so wirksam von einem gerade lebhaftest beflogenen Neuherde ab, daß an 2 Beobachtungstagen nicht ein Buchdrucker als Beute vermerkt werden konnte. Am 4. Tage aber greift der Käferflug auf diese Schlagwand über und nun wird *Ips typographus* alltäglicher Raub.

Ein *Laphria gilva*-♀, einen Tag unter Beobachtung gehalten, hat aus dem lebhaften Käferfluge heraus 7 Stück gefangen. An einem der nächsten Tage versuchte ich am gleichen Orte die Beuteliste von 4 Laphrien zu gewinnen. Gewiß wurde mancher Fang nicht gesehen, auch verzichtete ich öfters, um die Räuber nicht zu verscheuchen, auf die Feststellung der Insekten a r t. Es wurden gefangen:

„Fliegen“	5	*Aphodius fimetarius*	1
Bibio sp.	1	*Dolopius marginatus*	2
Polydrosus	1	*Athous subfuscus*	1
		Ips typographus	5

Der Buchdrucker ist so reichlich vertreten, weil hier gerade ein Brennpunkt seines Fluges lag. Im Massenfluge des *Ips typographus* haben die anthropozentrisch als indifferent gewerteten Beutetiere die Bedeutung, den Räuber vom Schadinsekte abzulenken. Es ist die Frage zu stellen, wieweit Laphrien, durch den Reiz plötzlich im Sehbereich (1,5—2 m) vorüberfliegender Insekten abgelenkt, besaugte Beute unausgenützt fallen lassen, um neu zu stoßen.

Andere beachtenswerte gefangene Insekten waren:

Dipt.: *Lonchaea* sp., *Syrphus arcuatus* Fall.

Coleopt.: *Hylastes ater* Payk., *H. cunicularius* Ratz., *Hylurgops palliatus* Gyll., *Xyloterus lineatus* Ol., *Pityophagus ferrugineus* L., *Nudobius lentus* Grav., *Hylobius abietis* L.

Hymenopt.: *Rhopalicus tutela* Ratz.

Ein gewisser Schutz für den Buchdrucker schien im Umstande gegeben, daß die Laphrien in der Hauptsache im beschränkten, vom Käfer rasch durchflogenen bodennahen Raume lauern, die Käfer aber zunächst in Kronenhöhe und über sie hinweg streben.

Zusammenfassend: *Laphria gilva* ist zu standortstreu, um in Buchdrucker-Flugzentren zu einer Besatzverdichtung zu gelangen. Sie ist eine Kleinkraft von kaum nennenswerter Leistung in den sich aufbauenden Käferherden und von den vielen banalen Fluginsekten abgelenkt.

In Wäldern mit schwachem *typographus*-Bestand verschiebt sich aber das waldbiologische Gewicht sowohl des schwach vertretenen Borkenkäfers in dessen Minimalpopulation jedes Einzelindividuum bedeutungsvoller wird, wie ebenso jeder der anwesenden Allgemeinräuber, obgleich im Gesamten zahlenschwach vertreten, mit seinen Fängen wirksamer wird.

So verfolgte ich einmal an zwei Nachmittagen den Abflug von *typographus*-Jungkäfern von dem einzigen an einem Schlagrande liegenden Käferbaum. Bei ihm hatten 3 Laphrien ihren Sitz. Raub: 14 Buchdrucker. Die Laphrien kannte ich an dieser Stelle 5 Tage.

Die Ablage der Eier von *Laphria gilva* wurde meines Wissens noch nicht beobachtet. Die lange Legeröhre deutet darauf hin, daß sie in tiefe Verstecke gebracht werden. Um eine Vorstellung von der Größe wenigstens des ersten Eisatzes zu bekommen, habe ich die Ovariolen einiger ♀♀ gezählt:

Im allgemeinen sind an der Ovariole 4 Eifollikel erkennbar. Darum ist mit einem mehrfachen Eischub zu rechnen.

Der Momentan-Vorrat an Eiern schwankte zwischen 240 und 270 Stück. — Ein ♀ das noch nicht gelegt haben dürfte (Ottershausen, 21. Juli 1955) trug 183 ablösungsreife Eier und 76 derselben Serie angehöriger Eifollikel von folgenden Maßen in mm: 0,53 : 0,40, 0,57 : 0,45 0,60 : 0,45, was ein erstes Gelege von 259 Eiern ergibt.

Werden (willkürlich!) bloß 2 Eischübe unterstellt, also 600 Stück, so wird der hohe Ausfall deutlich.

Das Ei ist kurz, an beiden Polen gleichmäßig gerundet, hartschalig, mittelkastanienbraun, von mattem oft leicht irisierendem Glanz. Sein Chorion ist zart sechseckig gefeldert, mit vertieften Begrenzungslinien. Größe, gemessen an 5 Eiern desselben Stückes: 0,70 : 0,50; 0,69 : 0,53; 0,68 : 0,54; 0,67 : 0,52; 0,66 : 0,51 mm.

Die Larve ist an ihren Kriechwülsten unter den Tieren ihres Habitats unverwechselbar zu erkennen. Ich konnte sie mehrfach zur Imago

bringen. Auch sie ist ein Räuber. Sie lebt unter der Rinde der oberflächlichen Wurzeln und der bodennahen Teile von Fichtenstöcken. Hier stellt sie den Larven und Puppen von *Hylobius abietis* L. und den Larven von *Tetropium castaneum* L. und *fuscum* F. nach. Aber sie dringt ebenso in die Kokons von *Xorides irrigator* Nees (Ichneum.) und *Atanycolus initiator* Nees (Bracon.) ein; beide sind Larvenparasiten von *T. fuscum* F. Seltener fand ich die Raufliegenlarve unter der Rinde von Lärchenstöcken, an Larven von *Tetropium Gabrieli* Wse. oder ihrem Parasiten *Helcon aequator* Nees fressend. Gewöhnlich leben nur 3 bis 4 *Laphria gilva*-Larven in einem Stocke.

Aber auch ältere Stöcke beherbergen sie. So fand ich in einem 40 cm hohen Fichtenstocke von 30 cm Durchmesser, von dem der Schwarzspecht ein gutes Drittel abgemeißelt hatte, 96 Larven von *Leptura testacea* L. und als Räuber vier *Laphria*-Larven.

Gegenkräfte: Schon der Vergleich der Zahl der Ovariolen mit den stets so auffallend schwachen Waldbesätzen der *Laphria gilva* zeigt wie groß die Ausfallrate während der Entwicklung sein muß. Welche Kräfte den Ausfall bewirken, ist unbekannt.

Als Larvenfresser sind Schwarzspecht und Großbuntspecht allgemein tätig. Ich sah von *Eryx ater*-Larven (Dipt., Xylophilidae) gefressene Laphrialarven, was auch deshalb zu erwähnen ist, weil *Eryx* Nadelhölzer nicht gerne zu belegen scheint. Einmal fraß eine *Thanasimus formicarius*-Larve an der Raubfliegenlarve.

Im Ottershausener Walde waren 1948 von 12 untersuchten Laphrien 7 Stück (58,3%) von *Mermithiden* besetzt, 1953 gleichfalls das einzige gesehene Exemplar. Erfahrungen über die Folgen dieser Parasitierung fehlen.

Mit dem Abklingen und schließlichen Ende des Buchdruckerfraßes in Mariabrunn und Ottershausen wurde *Laphria gilva* immer seltener. Hierauf allerdings viel zu spät aufmerksam geworden, unternahm ich es, Vergleichszahlen zu beschaffen. Im Juli-August wurden dieselben Schlagwände mehrmals abgesucht und die gemittelten Zahlen als repräsentativ betrachtet.

Das Ergebnis	1949	1950	1951	1952	1953
Mariabrunner Wald	12	4	4	—	—
Ottershausener Wald	15	6	4	—	1

Zwei auf den Menschen direkt zurückzuführende Ursachen des Populationsschwundes wurden sichtbar: die Rodung der Stöcke — der Wald wurde immer „sauberer" — sowie die umsichgreifende Gewohnheit einiger bedürftiger Holzsammler, von den Stöcken wenigstens den Splintteil abzusplittern. Damit wurde der schönen Raubfliege der Boden entzogen!

Ist es sinnlos, den zu den einzelnen Fakten dieser Verkettung gedachten Gedanken nachzugehen? Wie der von den Insekten geplagte Forstmann sich freut, mit den Stöcken die Wurzelbrüter aus dem Wald zu bringen, wie der in Geld Denkende über die Stockerlöse schmunzelt und seien die Stöcke aus Berghängen gegraben, wie der Bodenkundler die in Jahrhunderten des Waldwuchses entstandene Bodenarchitektur zerstört sieht und endlich der Waldbiologe wieder ein Glied der Waldfauna an der Überzivilisierung ins Wanken geraten sieht!

Laphria flava L.

Für diese kleinere, doch überall vertretene Art waren viel weniger Tatsachen beizubringen.

Sie war stets in geringerer Zahl vertreten. Beute: kleine Staphyliniden, Musciden und eine schlanke Schwebefliege, *Ips typographus* L., *Ips acuminatus* Gyll., *Pissodes harcyniae* Herbst.

Ihre Larven wurden von mir nicht gefunden. Auch *Laphria flava erleidet* einen sehr hohen Individuenverlust, denn die ♀♀ besitzen 120 bis 130 Ovariolen.

Von Gegenkräften kenne ich bloß einen Mermithiden, im Ottershausener Walde nachgewiesen, vielleicht die gleiche Art wie von *Laphr. gilva.*

Machimus atricapillus Fall.

Beobachtete Beute: *Hylobius abietis* L., *Melanotus rufipes* Herbst, *Ips typographus* L.

Zusammenfassung

1. Infolge der geringen Individuenzahl und der Standortstreue der Asiliden treten sie nicht als wirksames Gegengewicht bei Buchdrucker-Vermehrungen in Erscheinung. Auch zählen zu ihrer Beute viele indifferente fliegende Insekten.

2. Bei geringen Vorkommen des *Ips typographus* können die Raubfliegen jedoch Bedeutung gewinnen, da unter diesen Umständen schon geringe Käferverluste die Population merklich schwächen.

3. Die Larven der Asilide *Laphria gilva* L. stellen in ihrem Habitat Larven und Puppen von Rüßlern und Bockkäfern nach.

4. Die Ursache des großen Ausfalles an Asiliden während ihrer Entwicklung bleibt ungeklärt. Neben Spechten und räuberischen Insektenlarven scheinen *Mermithiden (Nematoden)* eine Rolle zu spielen.

Summary

1. Asilids are not effective in preventing the increase of *Ips typographus* on account of their small numbers and specificity of habitat. Many unspecified flying insects are also amongst their prey.

2. Robber flies can, nevertheless, gain importance when only small numbers of *Ips typographus* are concerned. Here, even small beetle losses will materially weaken the population.

3. The larvae of the Asilid, *Laphria gilva* L., feed on the larvae and pupae of weevils and Cerambycids in their habitat.

4. The reason for great losses of Asilids during development ist not yet clear. In addition to woodpeckers and predatory insects, *Mermithids* (Nematoda) also appear to be concerned.

Literaturverzeichnis

MELIN, D.: Contributions to the knowledge of the Biology, Metamorphosis and Distribution of the Swedish Asilids. Zool. Bidrag (Upsala) 8, 1—317, 1923. (Konnte nicht eingesehen werden.)

The Predator Complex of the White-Fir Woolly Aphids (Genus *Dreyfusia*, *Adelgidae*)

by

Hubert Pschorn-Walcher and Helmut Zwölfer
(European Laboratory, Commonwealth Institute of Biological Control, Feldmeilen (Zürich), Switzerland)

With 4 figures

There is already a great deal of recently published literature about the predators living on different species of *Dreyfusia*. (Mesnil 1950: the predator complex in Europe; Balch 1952: the predator complex in Canada; Delucchi 1953: *Aphidecta obliterata;* 1954: *Pullus impexus;* Franz 1953: *Laricobius erichsoni;* 1954: the predator complex and mass-alternation; Delucchi and Pschorn-Walcher 1954: *Cremifania nigrocellulata;* 1955: *Cnemodon dreyfusiae* nov. spec. and *C. latitarsis;* Möhn 1954: *Aphidoletes thompsoni* nov. spec.; Schick 1954: *Aphidoletes thompsoni;* Gorius 1954: *Chrysopa ventralis,* Clark, Brown and Smith 1955: *Laricobius* in Canada.). The present study attempts to give a comprehensive picture of the predator complex including reference to our own current researches.

The Central European members of the Genus *Dreyfusia* C. B. are divided into three species by Börner (1952): *D. piceae* Ratz., *D. nüsslini* C. B. and *D. prelli* Grosmann. This classification does not disclose adequately the variations shown among individual populations in nutritional physiology, and in bionomic and ecological characters, and needs amplifying. Without wishing to commit ourselves to a definite classification, we suggest the following provisional subdivisions of *D. piceae* and *D. nüsslini*. 1. a) *D. piceae* form *typica:* living on the trunks of old firs in polewood and mature stands of *Abies pectinata (= alba);* in Canada on *Abies balsamea.* A mainly euryokous (i. e. with wide ecological tolerances), obligatory multivoltine form; in the first larval instar it can be morphologically well distinguished from *D. nüsslini.* — 2. b) *D. piceae* f. *aggressiva:* on young shoots and branches of seedlings and young firs, on the trunks of old and young firs, in nurseries, in young and mature forests (Merker and Eichhorn 1955); a faculative multivoltine form; morphologically being, as Eichhorn emphasizes (Forstl. Hochschulwoche Freiburg 1955), somewhat intermediate between *D. piceae* and *D. nüsslini.* — 2. a) *D. nüsslini* f. *typica:* on needles, young shoots, branches, and trunks of younger fir-trees in warmer, sunny locations, mainly univoltine. — 2. b) *D. nüsslini* f. *schneideri:* on the trunks of old firs in pole-wood and mature stands, mainly euryokous, mostly univoltine, and morphologically identical with *D. nüsslini typica* (Schneider-Orelli 1929, Börner 1932).

D. piceae has the most abundant predator complex. The predator fauna of *D. nüsslini schneideri* comprises a pauperisized variant of the first one only, while that of *D. nüsslini typica* is even less abundant. The predators of *D. prelli* are till now not well known. Dr. Eichhorn has sent us specimens of a Chamaemyid fly, which we have identified as *Neoleucopis atratula,* a species not found by us on the white-fir woolly aphids.

Fig. 1. Wax pores of the neosistens of *Dreyfusia piceae* form *typica* (left), and of *D. nüsslini* form *typica* (right)

Fig. 2. Wax pores of the neosistens of *D. piceae* form *aggressiva* (both specimens are offsprings of the same sistens)

The species of predators and their parasites

DELUCCHI (1954) has portrayed the predatory species found on *D. piceae*, together with their parasites, in a circular diagram. The following exposition is intended to complete Delucchi's list and to correct his nomenclature, in so far as more recent researches have made this necessary.

We have subdivided the predator complex, on the basis of abundance, regular occurrence and host-specificity, as follows:

I. Dominant species with generally great abundance, regular occurence and great host specificity:

To this group belong:

A: Multivoltine species:

1) *Aphidoletes thompsoni* Moehn (n. sp.), *(Cecidomyidae)*
In the larval stage parasitized by *Aphanogmus nigrofornicatus* n. sp. (Proctotrupoidea).

2) *Cremifania nigrocellulata* Czerny, (? *Chamaemyidae*)
As larval parasites: *Pachyneuron* vitodurense Delucchi and *P. cremifaniae* Delucchi (n. sp.) *(Chalcid.)*
Pupal parasite: *Lygocerus piceae* Ratz. *(Proctotr.)*

3) *Leucopomyia (Neoleucopis) obscura* Hal., *(Chamaemyidae)*
Larval parasite: *Pachyneuron* vitodurense Delucchi *(Chalcid.)*
Pupal parasite: *Lygocerus piceae* Ratz. *(Proctotr.)*

4) *Cnemodon dreyfusiae* Delucchi and Pschorn-W. (n. sp.) *(Syrphidae)*
Larval parasite: *Diplazon abdominator* Bridge., *D. compressus* Desv., D. spec. prope *collinus* Stelfox (all *Ichneum.*)
Microterys aeruginosus Dalm. *(Chalcid.)*

B: Univoltine species:

5) *Laricobius erichsoni* Rosenh., *(Derodontidae)*
Larval parasite: *Echthrolaricobius paradoxus* Perk. (n. g., n. sp.) (Ichneum.)

6) *Pullus impexus* Muls., *(Coccinellidae)*
Larval parasites: Gregarines and Mermithids.
Pupal parasite: *Scymnophagus mesnili* Ferr. (n. sp.) *(Chalcid.)*
Imago parasite: *Centistes scymni* Ferr. (n. sp.) *(Bracon.)*

II. Subdominant species of regular occurence, but with lower abundance and less host specificity

A: Coleoptera:

7) *Aphidecta obliterata* L., *(Coccinellidae)*
Larval parasite: *Hexamermis* spec. *(Mermith.)*
Pupal parasite: *Phalacrotophora berolinensis* Schmitz *(Phorid.)*

B: Diptera

8) *Leucopis griseola* Fall., *(Chamaemyidae);* Parasites as by *Leucopomyia obscura* (3)

9) *Cnemodon latitarsis* Egger, *(Syrphidae);* Parasites not yet investigated

10) *Syrphus arcuatus* Fall., *(Syrphidae)*

Larval parasites: *Diplazon fissorius* Grav., *D. ornatus* Grav., *D. annulatus* Grav., and *D. tarsatorius* Grav. (all *Ichneum.*), *Pachyneuron grande* Thomson *(Chalcid.)*

C: Neuroptera

11) *Chrysopa ventralis* Curt., *(Chrysopidae)*
Larval parasites: *Otacustes geniculatus* Thoms. *(Ichneum.), Tetrastichus coccinellae* Kurdj. *(Chalcid.), Helorus corruscus* Hal. *(Proctotr.)*
As hyperparasites of the last named: *Thysiotorus thomsoni* Kerrich and *Hemiteles areator* Panz. (both *Ichneum.*)

D: Trombidiformes:

12) Unknown Trombidiids.

III. Incidental species, occasionally found, and with a wide host range.

A: Coleoptera:

Anatis ocellata L., *Neomysia oblongopunctata* L., *Propylea 14-punctata* L., *Propylea 15-guttata* F. (Schremmer i. l.), *Exomochus 4-pustulatus* L., *Coccinella 7-punctata* L., *C. conglomerata* L., (Schremmer i. l.), *Pullus abietis* Payk. (all *Coccinellidae), Rabocerus mutilatus* Beck *(Phytidae)* (Franz 1954).

B: Diptera:

Epistrophe balteata (Syrphidae)

C: Neuroptera:

Chrysopa 7-punctata Wasm., *Ch. flavifrons* Brauer and *Notochrysa capitata* F. (all *Chrysopidae), Raphidia* spec. *(Raphidiidae), Drepanopteryx phalaenoides* L., and *Boriomyia 4-fasciata* Reutt. *(Hemerobiidae)* (Schremmer i. l.).

D) furthermore bugs, spiders and snails.

Choice of food and the host specificity

Table 1 gives a survey of the host stages, which are preferred — + + —, accepted — + —, or exceptionally attaked — (+) — by the typical *Dreyfusia* predators during the different stages of development. The second part of the table illustrates the occurence of the predators with several species of *D. piceae* and *D. nüsslini* and other Adelgidae (according to Wilson 1938 and Teucher 1954). (Table 1, page 68.)

The table shows that the aphids are the most attacked by predators during the egg-stage. Crawlers and sistentes II and III are less exposed to attacks. The adult hiemo- and aestivosistentes are decimated by full-grown predators' larvae. The general opinion is that the diapause stage of the neosistentes is safe from all attacks.

Most of the predators feed on eggs when they are young and later they turn to the older stages of the host. The Trombidiids prey exclusively upon adult hiemosistentes.

All the representatives of the dominant group have their greatest abundance and the most regular occurence by *D. piceae typica.* Only *Laricobius,*

and, to a lower degree, *Pullus* occur regularly also in infestations of *D. nüsslini schneideri*. *Aphidecta*, on the other hand, seems to occur more often with *D. nüsslini* as with *D. piceae*. Together with *Leucopomyia* it can be found also on some species of *Pineus* and *Sachiphantes*.

The predator complex of *D. nüsslini* has been little investigated up to the present. It may be assumed from the literature to be considerably less abundant and typical than that of *D. piceae*. The same may be true for the populations of *D. piceae aggressiva* living on young trees.

Table I

	Hiemosist L 2/3	Adult. Hiem. a. Aest. sist.	Eggs	Crawlers	Aestivosist. L 2/3	Neosistentes in diapause	*D. piceae typica*	*D. piceae aggressiva*	*D. nüsslini typica*	*D. nüsslini schneideri*	*Pineus* spec.	*Gilletteela cooleyi*	*Sachiphantes (Adelges)* spec.
Laricobius erich.													
L 1/2			+ +	+									
L 3/4		+	+ +	+									
Adult	+	+	+		+								
Pullus impexus							+ +	+ +	?	+	?	?	?
L 1/2	+	(+)	+ +	+									
L 3 4		+ +	+ +	+									
Adult	+	+	+	+	+								
Aphidoletes th.							+ +	+ +	(+)	(+)	?	?	?
L 1			+ +										
L 2/3		(+)	+ +	+									
Cremifania nigr.							+ +	+ +	?	(+)	?	?	?
L 1			+ +	(+)									
L 2/3		+	+ +	+									
Leucopomyia obs.							+ +	+ +	?	(+)	+ +	?	+
L 1			+ +	(+)									
L 2/3	+ +	+	+ +	+									
Cnemodon dreyf.							+	+	?	(+)	(+)	?	?
a. lat. L 1			+ +	+									
L 2/3		+ +	+ +	+									
Aphidecta oblit.							+	+	+ +	+ +	+	+	+ +
L 1/2		(+)	+ +	+									
L 3/4		+ +	+ +	+									
Adult	+	+	+	+									
Chrysopa ventr.							+	+	?	+	?	?	?
larvae	+ +	+ +	+	+									
Trombidiids		+ +					+	?	?	+	?	?	?

Certain predators (especially *Chrysopa*, partly also *Cnemodon, Syrphus* and the Coccinellids) can attack also members of their own species and other species of predators.

Appearance in spring and the time of feeding

The beginning of the activity of the different predators in springtime depends greatly on the weather conditions, especially on the course of temperature.

This ist clarified in diagram 3 with reference to the start of the oviposition period in *Laricobius* and *Cremifania*. The onset of copulation and oviposition in relation to the average mid-day temperature in 5-day periods is given here for 3 successive years. According to this, activity begins in both species in the second half of April or the first 10 days in May. In the favourable year 1953 *Laricobius* appeared already about April 20, *Cremifania* in great numbers in the last days of that month. In the late spring of 1954 *Laricobius* was not very active until after April 27, and *Cremifania* after May 10.

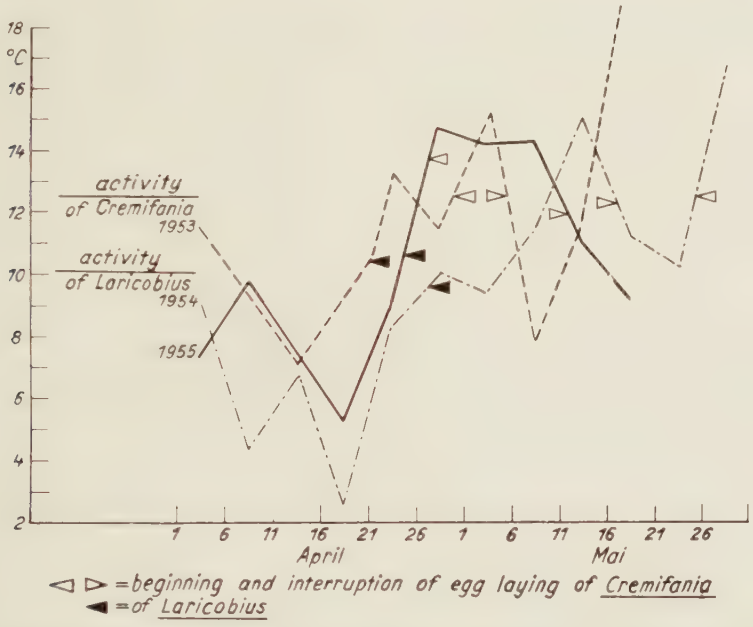

Fig. 3. Egg-laying activity of *Laricobius* and *Cremifania* in relation to the daily mean-temperature in three successive years

In all three years during which observations were made a close relation was evident between the date of appearance and the prevailing average temperature.

Laricobius begins its egg-laying period, as soon as the average temperature has been more than 10° C (50° F) for several days. *Cremifania*, however, appears when the temperature is at about 12—13° C (54° F). This sort of egg-laying activity is broken off, as soon as the average day-temperature falls below the above mentioned value for a longer period (as for instance in the second part of May 1954). Franz (1953) has observed that *Laricobius* disappears in the barks of the trees when the temperature falls below the necessary threshold level. High temperatures before the 15th of April can hardly cause any activity of the two species, because at that time

the necessary total temperature of the development is probably not yet attained.

In diagram 4 the feeding-time of the predator larvae and of adults of Coleoptera species in shown in relation to the course of development in the host; it refers to the case of *D. piceae typica* in a normal season. The intermediate generation (1. aestivalis generation), which appears apparently only in years with an early inset of springtime, is marked by a punctuated line. According to the statement that the young larvae of all species feed mainly on the eggs of the host, we can state that the egg-laying activity and the preying period of the predators correspond with the main propagation period of the aphids. According to the number of the species, the greatest predators' activity is during the first host generation.

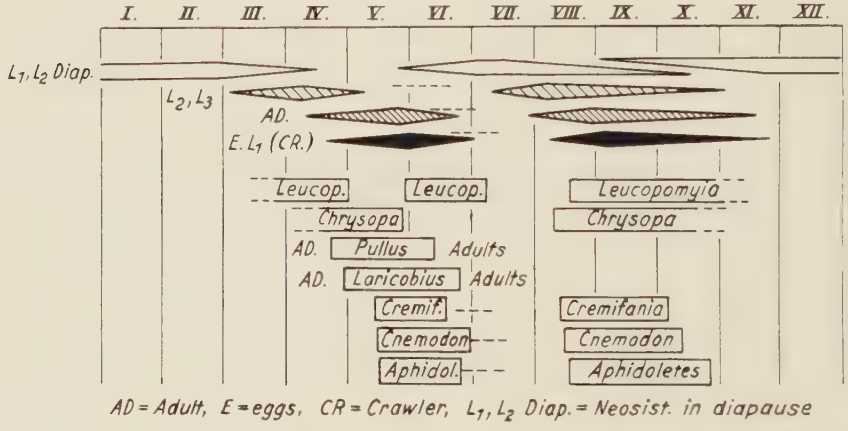

Fig. 4. Phenology of *D. piceae typica* and of its main-predators

In the autumn generation of *Dreyfusia* the Coleoptera, as predators, disappear, but *Aphidoletes*, on the other hand, is definitely more abundant than in the spring.

The attacks of the individual predator-species show a distinct time-sequence. The season is opened by the overwintering larvae of *Leucopomyia* and *Chrysopa*, which are the only species playing an important part in the destruction of the rising generation of hiemosistentes. The beginning of hatching for *Pullus* corresponds with the beginning of the egg-laying activity of the host. Then the *Laricobius*- and the *Aphidecta*-larvae start and after them, about one week later, *Cremifania* and the two species of *Cnemodon*. *Aphidoletes* begins relatively late. The end of the first period of propagation is marked by *Leucopomyia obscura*, which has emerged again in the meantime. This is the only species which attacks the development of the aphids in spring in two separate periods of feeding. Coinciding with the occasional intermediate generation of D. *piceae*, it can happen that there is an immediate further development of the spring-generation in equal measures of *Cremifania*, *Aphidoletes*, and *Cnemodon*. A small feeding activity of the imagines of *Laricobius* and *Pullus* can be stated during this period also.

Soon after the beginning of the second main propagation period of the aphids, the second generation of the *Aphidoletes, Cremifania, Cnemodon* (both species) appears, and finally also the 2-nd generation of *Leucopomyia* and the first larvae of *Chrysopa*. While the three first-mentioned species finish their feeding activity in September, *Chrysopa* and especially *Leucopomyia* remain active till late in fall and continue their feeding the next spring.

Summer and winter-diapause

The different predators have solved in different ways the problem of how to survive during the period of dormancy of the host when there is no proper food for them.

From a biological point of view it is especially interesting to note that within this small complex, every method for ensuring survival which could possibly have developed has, in fact, been realized. This is apparent from the following list: —

a) Diapause in the egg-stage: this is the case of *Pullus impexus*. This must be seen as a special phenomenon of adaptation, as all the Coccinellids which are known till now can only survive as imagines in wintertime (*Cryptolaemus* also as a pupa). Delucchi (1954) has observed that *Pullus* lays its eggs primarily during the fall generation of the host, partly also during the next spring. The eggs of fall remain then for half a year and the eggs of spring for nearly a whole year in diapause, as it seems.

b) Diapause in the larval stage: a hibernation of not yet fullgrown larvae can be stated in the case of *Chrysopa* and *Leucopomyia*. Both the species of *Cnemodon* go into diapause in the last larval stage. According to the results of our recent rearings, we suppose that both species have two, partly three, generations, and that thus they have an facultative summer-diapause and an obligatory period of quiescence in wintertime.

c) Diapause in the prepupal stage: this can be observed in *Cremifania* and *Aphidoletes*. In the case of *Cremifania* Delucchi and Pschorn-W. (1954) have achieved the following results in their rearings: from among the prepupae of the first (spring) generation 1953, after a simultaneous development, 2—5% emerged in the middle of June; after a summer diapause of several weeks, 31—56% of the total spring generation emerged; 41—64% of the prepupae prolonged their diapause over the winter, and rested for 10 months. This simultaneous development is also seen in *Aphidoletes*, which, however, usually shows a summer diapause and obligatory hibernation period in the second generation. These relationships need further investigation.

d) Diapause in the adult-stage: *Laricobius* is quite typical for that. After a short time of premature feeding, the young beetles usually disappear in the ground before the second propagation of the host begins. *Pullus* also has a winter-dormancy in the imaginal stage. By this means, the synchronous obligatory diapause of egg and adult provides a double biological safeguard during the overwintering period.

At present, we don't know very much about the factors involved in the diapause of prey and predators. Above all, we have no knowledge wether

the diapause is regulated by physical or physiological factors, or is fixed in an internal (genetical) way. This would probably be of particular interest, however, for the biological control work. Supposing the first case it could give us the experimental possibilities of a better synchronisation of certain predators to the cycle of the host in Canada, where the first generation of *D. piceae* appears almost one month later than in Europe. The second case would open some chances for a selection of multivoltine strains with higher reproductive power, and with a greater potential for the adaptation to Canadian conditions.

Host density and occurence of predators

The occurence of individual predator species in trunk infestations depends upon the density of the host. A distinction must be drawn here between single spot-like infections and mass-infestations of varying strength. We found, in all the stands of mature wood investigated, even in those with a small proportion of fir, that a „natural density" of *Dreyfusia* exists. The type of forest (natural or cultivated) and height above sea-level (from 1000 fts. in the Querceto-Carpinetum zone to 5000 ft. in the Rhododendro-Abietetum zone in the Southern Alps) do not appear here as limiting factors, but affect only the density of the steady infestation. In dark and humid forests practically each fir tree shows a very scattered infestation, while in loosened stands the abundance and the frequency of the normal density is generally lower. Generally the normal stock of *Dreyfusia* varies between 1—100 sistentes per 1 sq. yd. of bark. On the other hand, the ecological range within which a mass-infestation can take place has narrower limits. The only predators which regularly appear, even under the low host-concentration provided by the natural density are Trombidiids. With a higher density of individual infestations (over 500 aphids per 10 sq. yd.) *Pullus* has also been observed. For the appearance of the other predator species, a mass outbreak of the aphids remains precondition. Under such circumstances, *Laricobius*, *Aphidecta*, *Chrysopa*, and *Aphidoletes* occur on moderately infested trunks, while the dipterons, particularly *Cremifania* and *Cnemodon*, seem to attack only surfaces, which, through the concentration of the host, have become completely white.

The predator complex and population-trends in the host

The significance of the predator complex in relation to population-changes in the host can only be asseased on the basis of a long-term mortality-analysis covering a whole population-history. To this end our own trial experiments were begun in the spring of 1955. The difficulty was then encountered that in nearly all of the infestation zones, which had been under observation for several years, the multivoltine *D. piceae typica* decreased considerably and was replaced in 1954/55 by the univoltine *D. nüsslini schneideri*. From about 500 aphid-trees from more than 30 stands, about 400 have now an infestation of the trunk by *D. nüsslini schneideri*. This infestation is concentrated upon the woods of 40—80 years of age. But quite often even older trees (25 in. diameter at breast heigth and more) are heavily attacked by the trunk-form of *D. nüsslini*.

Several observations can already be found about the importance of the predators as a factor of mortality of *D. piceae*. Mesnil (1950) states according to the observations of Wichmann about the spring-generation of the aphids an average loss of 45% of the eggs caused by predators, while the total mortality was 50%. Delucchi reports that a *Pullus*-density of 150—200 larvae/100 sq. in. was enough to destroy within 3—4 weeks an aphid-infestation of high density. Franz has shown in his lecture (Kassel 1955), on the evidence of experiments in cages, that the natural collapse of an aphid- population can be accelerated by 1—2 years through the influence of the predator complex.

The extent of the influence of predators is of course closely related to the progress of the mass infestation of the host. In case of an autochthonic orgin of a mass infestation an "escape"-phenomenon can be observed (Solomon 1949). In a very limited pole-wood with a high aphids-density (600 aphids/10 sq. yd. bark) we found a relatively high density of larvae of *Pullus* (9/10 sq. yd.). Thus there were 67 aphids against 1 pullus-larva. On one single tree there was an enormous increase of aphids, limited to that single tree (1.300 aphids/sq. in.). The density of he *Pullus*-larvae on the surface was also increased (2/10 sq. in.), if we compare this, however, with the infestation-density of the aphids, we see that the predators have less increased than the aphid-population. There were now ten times more aphids against one *Pullus*-larva. This statement and the observations of other authors show that the quantitative advantage of an aphid population can only be overtaken in a later stage of an outbreak by refilling the predator complex.

At this time it would appear that other, additional factors are in operation against the mass outbreak of the aphid.

As an immediate effect, the capacity of the bark surface to provide space for the adhering neosistentes is many time exceeded. While 1 sq. in. of bark can hardly offer room for more than 200—300 breeding adults, thousand and more young larvae will often colonize the same area. During the further development of the neosistentes a heavy moratility, caused by that overcrowding, can therefore frequently be observed. By extending the zone of infestation the aphids can, for a limited time, avoid the effects of this over-population, but with the constant sucking the peripheral layers of the cortex become exhausted, and further colonization becomes increasingly difficult (Kloft 1955). Experiments of artificial infestations made with material from different phases of a mass-propagation show further that after the culmination of an outbreak, during the receding phase, there seems to be also a regress in the virulence of the offsprings of *Dreyfusia*. Crawlers from the retrogression phase of an outbreak seem to have much more troubles in settling down than larvae from an increasing aphid population.

The collapse of a mass outbreak of trunk-aphids is thus the work of a series of inter-dependent circumstances, themselves overlaid by climatic conditions. From instance to instance the single groups of factors (predator complex, competition for space and food, decline in vitality, climate) may vary in their comparative effects. A deeper understanding of this interplay must await the results of further research.

Summary

The white fir woolly aphids of Europe are provisionally divided into: 1 a) *Dreyfusia piceae* form *typica,* an euryoekous (i. e. — with wide ecological tolerances), obligatory multivoltine form, living on the trunks of *Abies pectinata* (= *alba*), and on *A. balsamea* in Canada; 1 b) *D. piceae* form *aggressiva,* a facultative multivoltine form, on seedlings, young trees and on trunks of older firs, which shows morphological differences, and is somewhat intermediate between *piceae* and *nüsslini;* 2 a) *D. nüsslini* (= *nordmannianae)* form *typica,* mainly univoltine, on needles, twigs and trunks of younger trees in warmer locations; 2 b) *D. nüsslini* form *schneideri,* mainly univoltine, on the trunks of old firs in various stands, corresponding morphologically with typica.

The predator complex attacking these aphids includes three groups: a) species with regular occurence, great abundance and host specificity, including *Aphidoletes thompsoni, Cremifania nigrocellulata, Leucopomyia obscura, Cnemodon dreyfusiae, Laricobius erichsoni,* and *Pullus impexus;* b) species of regular occurence, but with lower abundance and less host specificity, including *Aphidecta obliterata, Cnemodon latitarsis, Syrphus arcuatus, Chrysopa ventralis,* and Trombidiid mites; c) a number of incidental species.

Table 1 shows the choices of food and the prey preferences of the main predators. All species, except the Trombidiids (preying upon adults only), feed on eggs and crawlers, and in later instars also on adult aphids. Neosistentes in diapause are hardly attacked. The number of species comprising the predator complex associated with *D. piceae* is considerably larger than that associated with *D. nüsslini.*

Fig. 3 illustrates the influence of temperature on the spring activity of *Laricobius* and *Cremifania.* Fig. 4 shows the sequence of predators in relation to prey development.

The adaptation of predator development to the cycle of the prey is dependend on diapause, and is accomplished in different ways. Egg diapause is found in *Pullus* only; diapause in young larval instars is present in *Chrysopa,* and in *Leucopomyia;* diapause in fullgrown larvae is found in both *Cnemodon* species, prepupal diapause occurs in *Cremifania* and *Aphidoletes;* diapause in adult stages is shown by *Laricobius* and *Pullus,* and in the latter species is a second precaution for hibernation.

D. piceae typica is present in low densities (ten to several hundred aphids per 10 sq. yd.) in practically all stands examined, even where few firs are to be found. However, outbreaks are more restricted ecologically. Only the Trombidiids, and to a certain extent, the larvae of *Pullus* (only at densities greater than 500 aphids per 10 sq. yd.) are found at normal (i. e.- lower) host densities. *Laricobius, Aphidecta, Chrysopa,* and especially the dipterons, prefer denser prey infestations.

Investigations on the predator-prey relationships were handicapped in 1955 by an great reduction in numbers of *D. piceae typica* and its uniform replacement by *D. nüsslini schneideri.* Earlier studies in the literature are discussed in relation to our own observations. The breakdown of a mass propagation seems to be caused by the interaction of several factors of

varying importance, such as predators, crowding and exhaustion of the substratum, decrease in vitality, and climatic influences. This requires further investigation.

Zusammenfassung

Ernährungsphysiologische, bionomische und ökologische Unterschiede erfordern für die drei von Börner (1952) unterschiedenen mitteleuropäischen Weißtannenläuse der Gattung *Dreyfusia* eine weitere vorläufige Aufteilung.

Ökologisch läßt sich der Vertilgerkreis dieser Arten wie folgt gliedern: 1. Vorherrschende Arten mit meist hoher Abundanz, Konstanz und oft enger Wirtsbindung; 2. Zurücktretende Arten mit geringer Abundanz, oft hoher Konstanz und lockerer Wirtsbindung und 3. Gelegentlich auftretende Arten mit geringer Abundanz und Konstanz sowie großem Wirtskreis. — Die für diese drei Gruppen festgestellten Vertilgerarten werden namhaft gemacht und über ihre Nahrungswahl, Wirtsspezifität, Erscheinungszeit, Fraßdauer sowie Diapause Einzelheiten mitgeteilt. Einige der Vertilgerarten treten noch bei geringer Wirtsdichte auf, andere sind an Massenbefall der Läuse gebunden. — Der Zusammenbruch einer Massenvermehrung der Stammläuse ist das Ergebnis voneinander abhängiger und zugleich von klimatischen Einflüssen überlagerter Vorgänge (Vertilgerkreis, Raum- und Nahrungskonkurrenz, Vitalitätsverminderung, Klima). Jede dieser Faktorengruppen kann von Fall zu Fall in verschiedenem Ausmaß wirken.

Eine ausführlichere deutsche Zusammenfassung der Ergebnisse unserer „Neueren Untersuchungen über die Weißtannenläuse der Gattung *Dreyfusia* C. B. u. ihren Vertilgerkreis" erscheint im „Anzeiger für Schädlingskunde" 1956.

Literature

Balch, R. R. (1952): Publication Nb. 867, Department of Agric., Ottawa.
Börner, C. (1932): in: Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankh., V/2, 551—715.
— — (1952): Mitteil. Thüring. Botan. Gesellsch., Weimar, 484 p.
Clark, R. C., Brown, N. R. u. Smith, B. C. (1955): Interim Report, unpubl.
Delucchi, V. (1953): Pflanzenschutzberichte, **11**, 73—83.
— — (1954): Bulletin Entom. Research, **45**, 243—278.
Delucchi, V. u. Pschorn-Walcher, H. (1954): Z. angew. Entom., **36**, 84—107.
— — (1955): Z. angew. Entom., **37**, 492—506.
Franz, J. (1953): Z. Pflanzenkr. u. Pflanzenschutz, **60**, 2—14.
— — (1954): Verhandl. d. Deutsch. Entom. Gesellsch., Versamml. 1952, 117—124.
Gorius, U. (1954): unpubl. report.
Kloft, W. (1955): Z. angew. Entom., **37**, 340—348.
Merker, E. u. Eichhorn, O. (1955): All. Forst- u. Jagdztg., 126, 93—95.
Mesnil, L. P. (1950): unpubl. report.
Möhn, E. (1954): Z. angew. Entom., **36**, 462—468.
Schick, W. (1954): unpubl. report.
Schneider-Orelli, O., Scheffer, C. u. Wiesmann, R. (1929): Mitt. schweiz. Zentralanst. f. forstl. Versuchswesen, **15**, 191—242.
Solomon, M. E. (1949): J. Animal Ecology, **18**, 1—35.
Teucher, G. (1954): Verhandl. d. Deutsch. Entom. Gesellsch., Versamml. 1954, 63—69.
Wilson, F. (1938): Bulletin Entom. Research, **29**, 373—389.

Zur Biologie, Ökologie und zum Massenwechsel des Buchenpracht-Käfers *(Agrilus viridis* L.)

II. Teil

Von

Hellmut Heering, Vaduz

Mit 11 Abbildungen

Inhalt: Biotische Faktoren: A. Schädling und Wirtspflanze: 1. Angriff und Konkurrenzkampf — Steigerung der Angriffs-Wirkung durch Massen-Befall S. 76—78 — 2. Aktive Abwehr durch die Brutpflanze S. 78—79 — 3. Der Wasser-Gehalt des Rindengewebes und die Larven-Entwicklung S. 79—80 — 4. Verhalten der Larven: Ringelung von Heistern, „Zick-Zack"-Fraß, „Nischenfraß", Puppenwiegen-Anlage S. 80—83 — B. Die Pilzflora der Buche in ihren Beziehungen zu *Viridis:* Mykorrhiza, rinde- und holzzerstörende Pilze, Schimmelpilze S. 83 — C. Der Schädling und seine tierischen Feinde: 1. Räuber (Vögel, Schnecken, Insekten) S. 83—84 — 2. Ento-Parasiten (Braconiden, Ichneumoniden und Chalcididen) S. 84—88 — 3. Seuchenartige Erkrankungen S. 88 — D. Andere häufige Rinden-Gäste, Tertiär- und Folge-Bewohner der Buchenrinde S. 88—89 — E. Erdmaus-Schäden als Schrittmacher für *Viridis*-Befall S. 89—90 — Abiotische Umwelt-Einflüsse: A. Klima: 1. Das Groß-Klima der Untersuchungsgebiete a) Witterung und Disposition der Buche S. 90—91 — b) Witterung und Schädling S. 91—92 — 2. Das Klein-Klima im Lebensbereich der Flugtiere und der Entwicklungsstufen auf und in der Rinde S. 92—95 — B. Boden, Standort und Disposition der Buche S. 95 — Mortalität und Massenwechsel: A. Die Verhältnisse in den Versuchspflanzen S. 95—97 — B. Der Massenwechsel von *A. viridis* in den Nachkriegsjahren und seine Ursachen S. 97—100 — Vorbeugung und Abwehr: A. Vorbeugende Maßnahmen S. 100—102 — B. Direkte Abwehr-Maßnahmen 1. Äußere Begiftung der Pflanzen S. 102—103 — 2. Versuche mit innertherapeutischen Mitteln S. 103—106 — 3. Die Fangbaum-Methode S. 106—107 — 4. Zur biologischen Bekämpfung S. 107 — Zusammenfassung S. 108—111 — Literaturverzeichnis S. 111—114.

Biotische Faktoren

A) Schädling und Wirtspflanze

1. Angriff und Konkurrenzkampf

Steigerung der Angriffswirkung durch Massenbefall

Die den Larven zugänglichen Rindenpartien können bei Massenbefall derartig überbelegt sein, daß ein regelrechter Konkurrenzkampf unter den Larven der eigenen Art entsteht. Gerade in den „Randkampfzonen" — am Übergang von sterbender zu gesunder Rinde — werden oft viele Larven von den eigenen Genossen an den durch den hier besonders intensiven Saftdruck tödlichen Wundkallus oder in noch wehrkräftige Gewebeteile abgedrängt. Wiederholt wurden Larven gefunden, die in ihren Fraßgängen vom Kallus eingezwängt oder durch sein rasches Wachstum bereits erdrückt waren. Durch dieses versuchsweise Vorstoßen einzelner Individuen gegen die Kalluszone kann aber — wie dies wiederholt festgestellt wurde — der Lebensraum für die übrigen erweitert werden. Bei diesem Kampf geht gewöhnlich der größere Teil der Tiere zugrunde. Der Angriff kann seitens der Wirtspflanze sogar ganz abgeschlagen werden.

Ob die Larven auch ohne Konkurrenz von seiten der eigenen Artgenossen gesundes Gewebe angreifen, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen. In vereinzelten Fällen hatte es den Anschein. Die große Masse aller Larven hält sich zunächst an kranke Rinde. Die Vorstöße einzelner Larven in gesunde Rindenbereiche sind offensichtlich durch den Bevölkerungsdruck erzwungen. In starker Altholzrinde können die Tiere auch bei hohem Besatz zunächst noch einander ausweichen, indem sie in verschiedenen Tiefenlagen weiterfressen. Allerdings können auch die inneren Rindenschichten noch so vital sein, daß sie den Eindringlingen tödlich werden. In der dünnen Spiegelrinde von Jungbuchen dagegen ist ein Ausweichen in die Tiefe unmöglich — es sei denn in das Holz hinein. So laufen hier die Fraßbahnen oft direkt parallel zueinander und vermindern sich in der Zahl entsprechend ihrer Zunahme an Breite. Die dazwischenliegenden schwächeren Tiere werden eingezwängt und müssen in der bereits zerfressenen Rinde — dem „Bohrmehl" ihrer Vorgänger — verhungern. So besteht also vor allem in Heistern oft eine scharfe Platz- und Nahrungskonkurrenz unter den *Agrilus-Larven*. Sie greifen sich übrigens nicht unmittelbar körperlich an, obgleich sich ihnen ja öfters Gelegenheit dazu bietet.

Ringelung oder Gemeinschaftsfraß an der Basis von Heistern und Zweigen führt zum Dürrwerden der Enden, worauf auch RATZEBURG (1868) schon hingewiesen hat. Er vermutet fast eine „Willkür" oder „Überlegung" von seiten des Insekts, das durch seinen umkreisenden Fraßgang (Spiralfraß), der bald anschwillt (vgl. Abb. 9 u. 11), den Wipfel abgrenzt und in einen ihm zuträglichen, krankhaften Zustand versetzt. Dieses Verhalten wurde von STÄGER (1923) übrigens auch bei *Agrilus communis* Obenb. in Himbeerruten gefunden und kommt in ähnlicher Weise nach RATZEBURG (1868) bei *Cryptorhynchus lapathi* L., dem „Erlenwürger" (Rüsselkäfer) vor. Für alle weiter oberhalb einer derartigen Ringelung in den Zweigspitzen befindlichen Artgenossen jedoch, bedeutet das hier viel raschere Abtrocknen des Substrats meistens früher oder später den Tod. Ihr optimaler Lebensbereich bleibt nämlich fast nur in nächster Umgebung oder zuunterst ringelnden Larven bestehen. Der saftreiche basale Teil der Pflanze lebt dann weiter, während oberhalb der Ringelfraßgänge allmählich alles — vielfach noch im Jahre des Befalls — abstirbt. Offenbar gehen viele Larven unter solchen Bedingungen aber noch eine Not-Verpuppung ein, was aus der relativen Kürze ihrer Fraßgänge (gegenüber jenen in Altholz) zu schließen ist. Sie ergeben später auch entsprechend kleinere Käfer.

Hinsichtlich der Folgen der *Viridis*-Angriffe für den Brutbaum läßt sich ein Ansteigen der Schädigung mit der Masse der Angreifer erkennen. Angegriffen werden aber stets nur ganz oder wenigstens teilweise durch anderweitige Einflüsse schon geschädigte Pflanzen. Diese können dann einer Übermacht von *Viridis*-Larven — besonders in Trockenjahren — sehr bald erliegen. Gesunde Pflanzen dagegen können derartige Angriffe unter allen Umständen erfolgreich abwehren!

Ein verstärktes Auftreten von *Viridis* in Zeiten normalen Witterungsablaufes ist Anzeichen für Stellen des Bestandes, die aus irgend einer Ursache gefährdet sind. Wird hier nicht rechtzeitig Abhilfe geschaffen, dann nimmt *Viridis* dort die Reinigung auf seine Weise vor. In Trocken-

zeiten geht diese Tätigkeit des Insekts über die Ausmerzung nur der kränkelnden Buchen aber doch weit hinaus. Massenvermehrungen der Art, wie sie mancherorts in den letzten Jahren eintraten, wären ohne so bedeutende vorangegangene Trocknisschäden nicht möglich gewesen. Solche Krisenzeiten wirken sich also doppelt ungünstig für die Buche aus: Mangelnde Wasserversorgung, Hitze und Massenangriffe der Käfer summieren sich in ihrer Auswirkung.

Bei Trocknis entstehen zahlreiche mehr oder weniger geschädigte Rindenstellen, die bei Wiedereinsetzen normaler Witterung ohne das Hinzutreten von Käferbefall ohne ernsteren Schaden für den Stamm früher oder später wieder ausheilen würden. Sie sind aber bei Anwesenheit von *Viridis* im Bestande dann dessen bevorzugte Angriffsstellen.

2. Aktive Abwehr durch die Brutpflanze

An Altholz entstehen beiderseits von Rindenbrandstreifen „Kampfzonen", in denen die *Viridis*-Brut sich bevorzugt ansiedelt. Diese oft nur wenige Zentimeter breiten vertikalen Zonen sterbender Rinde besitzen im vorgeschrittenen Stadium auf der einen Seite bereits abgetrocknetes totes Gewebe und auf der anderen einen abgrenzenden, lebenskräftigen Kalluswall. Die Rinde der Sonnenseite eines Stammes trocknet oft so schnell aus, daß den Larven nichts anderes übrigbleibt, als den Kallus selbst anzugreifen. Dieses Vorgehen wird ihnen jedoch stets zum Verhängnis. Die lebendfrische Rinde wird durch die Verletzung seitens der Tiere zu noch intensiverem Wachstum angeregt (vgl. Abb. 22a, b) und erdrückt oder überwächst dann die Eindringlinge.

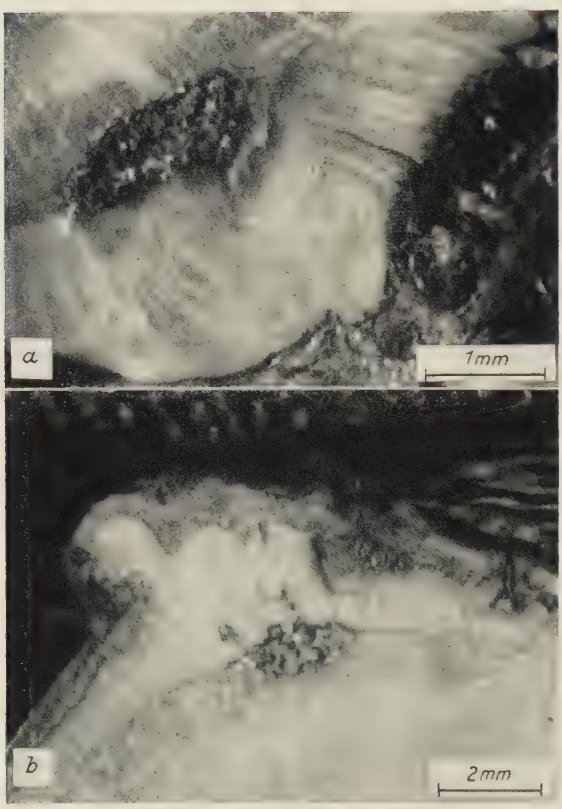

Abb. 22. Abwehr durch die Brutpflanze:
a) Über dem Fraßgang einsetzende Rindengewebs-Wucherung;
b) Fortgeschrittene Rindengewebs-Wucherung

Ist die Rinde schon weitgehend geschwächt und zur Neubildung von Wundkallus nicht mehr fähig, so kann sie die Angreifer zunächst doch noch durch Saftfluß an der Wundstelle abhalten. Auf diese Weise werden die angreifenden Eilarven oft förmlich hinausgeschwemmt, noch ehe sie um Kopfeslänge eindringen konnten. Durch den ent-

stehenden Saftstrom, der durch die Einbohrlöcher der Larven nach außen sickert, löst sich dann das ganze Eigelege. Es bleibt noch einige Zeit lose kleben und fällt später ab. Hier entsteht äußerlich ein Saftfleck. Er ist anfangs weißlich und verfärbt sich öfters — hauptsächlich infolge von Pilzbefall — dunkelbraun.

Ähnlich kann es später noch den erwachsenen Larven ergehen, wenn sie in zu frische Regionen vorstoßen. Auch wenn die ganze Pflanze sich noch einmal erholt und da, wo sich die Schädlinge eingenistet haben, wieder aktiv wird, gehen diese zugrunde. Im Herbst 1952 war diese Situation als Folge der in unserem Raum einsetzenden Regenfälle fast an jeder noch halbwegs lebenden Buche eingetreten. Der größte Teil der zu dieser Zeit noch fressenden Larven wurde auf diese Weise ertränkt. Selbst die so gut gesicherten Puppenwiegen standen da zum Teil unter Wasser! Die gesamte *Agrilus*-Population erlitt dadurch einen enormen Rückschlag.

3. Der Wassergehalt des Rindengewebes und die Larven-Entwicklung

Um festzustellen, ob zwischen dem Wassergehalt des Rindengewebes und der Larven-Entwicklung von *Viridis* eine Beziehung besteht, wurde eine größere Anzahl von Feuchte-Bestimmungen verschiedengradig befallener Rindenstücke vorgenommen. Im August 1953 wurden zu diesem Zwecke einigen Probestämmen freistehender Altbuchen des Versuchsgebietes Grafrath und anderer Orte *Viridis*-befallene Rindenteile entnommen und auf ihren Wassergehalt hin untersucht.

Die Rindenstücke wurden nach Ablösung vom Stamm zur Verhinderung von Wasserverlust sofort in Gläser eingeschlossen, dann zunächst frisch und nach darauffolgend dreitägiger Lagerung im Trockenschrank bei + 105° C und weiter so oft gewogen, bis kein Gewichtsverlust der luftrockenen Rinde mehr festzustellen war. — Die Wägungen wurden auf einer Analysen-Waage mit einer Genauigkeit ± 0,01 g durchgeführt. Es wurden so Portionen von 5 bis 300 g ausgewertet.

Die ermittelten Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle 3 wiedergegeben. Die Prozent-Angaben der Wassergehalte beziehen sich auf das Trockengewicht der Rinde.

Tabelle 3

Rindenbeschaffenheit und Befallsgrad	Wassergehalt in Prozent (bez. auf d. Trockengew.)
Rinde frisch, lebend, völlig gesund, noch nicht mit *Viridis*-Eiern belegt	60 bis 80 %
Frisch, lebend, krank — mit den ersten Eigelegen	55 bis 75 %
Kallus, nahe „Kampfzone" mit fressenden Larven. — Starke Eiablage	50 bis 70 %
Frisch sonnengebranntes Gewebe, noch lebend. Larven-Endstadien und „Vorpuppen". Starke Eiablage	50 bis 65 %
Sonnenbrandrinde, sterbend, teilweise bereits zersetzend — faulig. Larven-Endstadien und „Vorpuppen"	45 bis 65 %
Sonnenbrandrinde, tot. Nur mehr „Vorpuppen" in den Puppenwiegen am Leben. Larven tot.	40 bis 50 %
Abgeplatzte verbrannte Rinde, tot, spröde, ohne lebende Tiere darin	30 bis 50 %

Für den Rindenbereich, in dem die einzelnen Entwicklungsstadien von *Viridis* auftreten, ergeben sich daraus folgende Grenzwerte des Wassergehaltes: Eilarven = 55 bis 80 %, Larven — Mittelstadien = 55 bis 70 %, Larven — Endstadien = 45 bis 65 %, „Vorpuppen" und Puppen = 40 bis 60 %.

Unter der Voraussetzung, daß die Wirtspflanze ihre Abwehrfähigkeit bereits verloren hat, kann man die mittleren Bereiche zwischen diesen Grenzwerten als Optima für die betreffenden Stadien bezeichnen. Jede Entwicklungsstufe hat demnach ihre optimale Feuchtezone. Die Puppen und besonders die „Vorpuppen" sind allerdings weitgehend unempfindlich gegen Feuchte bzw. Trockenheit in naturgegebenen Grenzen. Anders verhält es sich bei den fressenden Larven. Die Ei-Larven kommen am besten in noch saftigem, aber schon absterbendem Rindengewebe fort. Sein Wassergehalt kann fast so hoch wie in völlig gesundem Gewebe sein. Allein an Hand des Rinden-Wassergehaltes läßt sich daher nicht der Dispositionsgrad einer Pflanze für Neubefall von vornherein mit Sicherheit bestimmen. Selbst Stämme mit weitgehend ausgetrockneter Rinde können sich durch Kallus-Bildung noch wirksam wehren, auch wenn keine erfolgreiche Abwehr durch Saftfluß mehr möglich ist. Voraussetzung für das Gedeihen der Larven ist demnach stets ein Mindestgrad an vorausgehender Schwächung der Wirtspflanze. Die vorgeschritteneren Larvenstadien entwickeln sich am schnellsten in Rindengewebe mit geringerem Wassergehalt. Das Endstadium der Larvenentwicklung kann zuletzt sogar lange Strecken durch lufttrockenes Splintholz fressen!

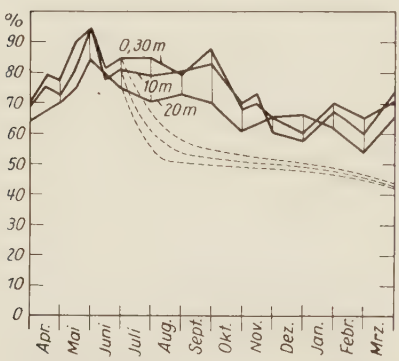

Abb. 23. Der jährliche Gang des Wassergehaltes der Buchenstammrinde in einer Stammhöhe von 0.3 — 10 und 20 m in Prozent, bezogen auf das Trockengewicht (nach Gäumann 1925). Dazu der infolge von Sonnen-Rindenbrand verursachte Wasserverlust

Auch sei hier auf die Veröffentlichung von GÄUMANN (1925) hingewiesen, in der ein Überblick der Feuchtegrade lebendfrischer Buchenrinde in verschiedener Stammhöhe im Jahresverlauf gegeben wird (Diagramm Abb. 23). Das Austrocknen infolge von Sonnenbrand wurde für die drei Stammhöhen: 0.3, 10 und 20 m durch entsprechende Punktlinien angedeutet. Der darin angegebene Feuchteverlust stellt etwa den „Idealfall" der *Viridis*-Ansprüche dar. Hiernach ist die Buche gerade im Frühjahr und im Sommer durch relativ hohen Wassergehalt gekennzeichnet. Er bietet in dieser Zeit einen guten Schutz gegen Käfer-Angriffe. In den physiologisch trockenen Wintermonaten besitzt dagegen auch die gesunde Baumrinde normalerweise fast nur so wenig Wasser wie im Sommer ihre sonnengebrannten Teile.

4. Verhalten der Larven

In schon geschwächten Jungpflanzen können die angreifenden Larven durch Ringelung des Stämmchens (durch einen spiralförmig umlaufenden Fraßgang) (vgl. Abb. 9, 11 in Teil I) in kurzer Zeit weitgehend den für sie günstigen Dispositionsgrad der Wirtspflanze erzeugen und offensichtlich weiter bestimmen. Nach eigenen Beobachtungen wurden nur bis 9 mm dicke Jungbuchen geringelt. Stärkere Pflanzen wiesen „Zick-zack"-Fraßgänge für ihre „Zubereitung" auf.

Wodurch die Larve zu diesem Verhalten angeregt wird, ist schwer erklärlich. Da sie nur senkrecht stehende Stämmchen und keine schiefliegenden Zweige ringelt, kann man mit FROST (1952) vermuten — der die

gleichen Erscheinungen bei *Agrilus bilineatus* ("The Twolined Chestnut Borer") in Kastanien-Heistern beschreibt, — daß sie in der Höhen-Neigung geotropisch „gesteuert" werden. Den Umfang des Stämmchens kann sie meines Erachtens nur am Grade der Krümmung erkennen, denn bei mehr als 10 mm Durchmesser legt sie den Gang nur einseitig in Zick-Zack-Windungen oder in weiten Schlangenlinien an.

Bei *Agrilus communis* Obenb. regelt — nach STÄGER (1923) — die Larve den Saftfluß in erstjährigen Himbeerruten durch engere oder weitere Anlage ihrer Spiralfraßgänge sinnvoll so, daß ihr Zweig erst zur Zeit der Puppenreife abstirbt (die Puppe braucht ja eine trockene Wiege!), während ihr selbst noch frisches Futter in optimalem Zustand zur Verfügung steht.

Ähnliche Vorbereitung des lebenden Nährsubstrates findet sich übrigens auf die verschiedenste Weise bei vielen Insekten - Arten, so etwa bei den Blattrollern *(Byctiscus, Attelabus* u. a.), den „Obstmaden" (*Carpocapsa* u. a.) und — fast so wie bei *Agrilus* — beim „Erlenwürger" (*Cryptorhynchus lapathi* L.), beim zweipunktigen Eichenprachtkäfer (*Coraebus bifasciatus* Ol) u. a.

Bei *Viridis* liegen die Dinge fast ebenso, nur daß hier oft nicht ein einzelnes Tier (Larve), sondern mehrere gleichzeitig die Vorarbeit leisten. Ihre Wege können sich dann wirr überkreuzen. Damit wird eine Schwächung der Abwehrkraft (durch Abriegeln des Saftstromes) und später der Tod des besetzten Sprosses (zur Sicherung der Puppen) erreicht.

Der in über 10 mm starken Heistern bzw. Ästen des Spiralfraßes zu beobachtende „Zick-Zack-Fraß" der Larven bewirkt ganz ähnlich eine Stoppung des Saftstromes in der Breite der Gang-Amplituden. Im Prinzip geschieht dabei das gleiche wie beim Spiralfraß — nur nicht in so radikaler und einschneidender Weise. Beim Rindenfraß der Larve an Altbuche kommt nur die Fraßart im Zickzack oder in Schlangenlinien vor, was sich gegen den Saftstrom der Wirtspflanze gleich wie in Heistern hemmend auswirkt.

Da die Larven auch in schon trockeneren Heistern oder Altbuchen den Pendel-Rhythmus in der Fraßgangrichtung (vgl. Abb. 9 in Teil I) beibehalten, liegt hier offenbar eine Instinkthandlung vor. Allein in völlig totem und ausgetrocknetem Substrat ändern sie ihr Verhalten: Jetzt fressen sie schnurgerade fort, oft mit dem Ergebnis, auf kürzestem Wege Rindenteile mit günstigeren Lebensbedingungen zu erreichen. So verhalten sie sich jedenfalls bei allzu raschem Absterben der Rinde z. B. in den Sonnenbrandstreifen. Viele können sich dadurch noch aus der „Todeszone" retten, daß sie sich zur feuchteren „Randkampfzone" durchfressen. In fast vertrockneten jungen Heistern können Altlarven sogar das Holz quer durchnagen (oft kommt es dann hier noch zu einer Not-Verpuppung).

Abb. 24.
„Nischenfraß" einer Larve an einem Weidenzweig. (Die Rinde ist beiderseits sehr saftig!)

Eine Modifikation des ausgeprägten Zick-Zack-Fraßes in sehr feuchter,

lebenskräftiger Rinde ist — wie es auch schon KAMP (1952) auffiel — der „Nischenfraß": Wird der Abwehrsaftfluß des Wirtsbaumes gefährlich, so legt die Larve an jeder Außenkurve ihres Weges eine kleine Nische an (Abb. 24, 25), von der ein bormehl-freier Gang — mit dem ovalen Quer-

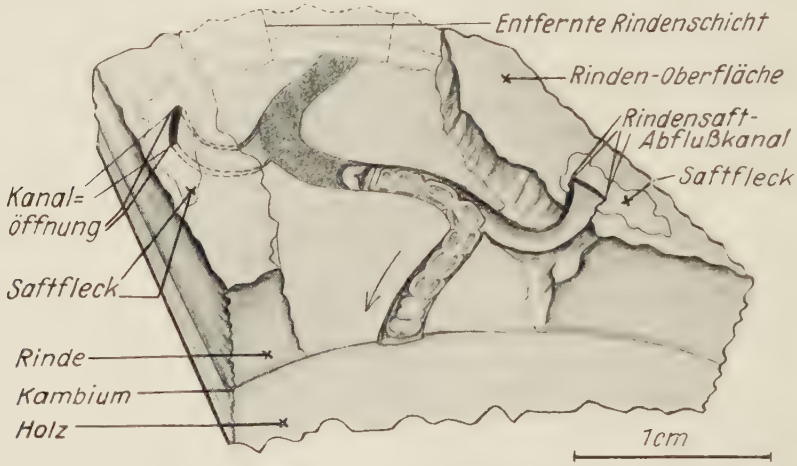

Abb. 25. „Nischenfraß" der *Viridis*-Larve (= Anlage von Saft-Abfluß-Kanälen in sehr saftreicher Rinde). Schema

schnitt der Larve wie beim normalen Fraßgang — nach außen führt. Nach zahlreichen eigenen Beobachtungen hat sich bestätigt, daß dieser ein Abflußweg für den im Fraßgang sich überreich ansammelnden Baumsaft (der zum Ersticken der Larven führen könnte) ist, also ein richtiger Saft-Abflußkanal. Die außen sichtbaren Saftflecken zeigen die Lage dieser Öffnungen an. Nischen und Abflußlöcher werden nur in sehr saftreicher Rinde angelegt. In trockenem Gewebe findet man sie niemals. Ihre Anlage scheint hygrotaktisch veranlaßt zu werden.

Dieser „Nischenfraß" zeigt sich übrigens auch bei parasitierten Larven und bei Tieren, die in vergifteten Pflanzen fressen. Parasitenwirkung und künstliche Giftstoffe lösen demnach ähnlich Abwehrfraß bzw. Fluchtreaktionen aus wie sonst normalerweise übermäßiger Saftdruck.

Häufig vermögen auch die Saftabflußlöcher die Larve vor dem Ertrinken nicht mehr zu erretten. So zeigte sich in Altbuchen, die sich von den Dürreschäden zum Teil wieder erholen konnten, stets eine auffallend hohe Sterblichkeit aller Larvenstadien durch Ersticken im Saftfluß.

Puppenwiegen-Anlage: Die Anlage der Puppenwiege erscheint im Hinblick auf eine Sicherung der wehrlosen Puppe vor den tödlichen Wirkungen eines Abwehrsaftes oder des Überwallungsgewebes der Wirtspflanze ganz besonders sinnvoll: Durch das beschriebene „Hakenschlagen" des Larven-Endstadiums (vgl. Teil I) sowohl seitlich in der Ebene als auch in die Tiefe wird nämlich ein isolierender Schutzmantel von Bohrmehl um die Wiege herumgelegt. Überdies ist der Larvengang an seinem Ende auch noch tief in den Splint eingekerbt, so daß eine eventuelle Regeneration des Kambiums in dieser Endschleife unmöglich wird.

Vor der Verpuppung „bohrt" die Larve von der Puppenwiege her das künftige Flugloch für den Käfer bis auf eine restliche Außenschicht aus. Diese ist meist hauchdünn und verhindert das Eindringen jeglicher Nässe

von außen her. Das „Bohrmehl" ist an sich sehr saugfähig und würde — im Gegensatz zum „Bohrmehl" mancher Nadelholz-Borkenkäfer (z. B. *Pityokteines*) — bei direkter Verbindung mit der Außenwelt Feuchtigkeit anziehen und wie ein Docht bis zur Puppenwiege leiten. So ist also auch die Puppe in umfassender Weise vor möglichen Gegenmaßnahmen der Wirtspflanze gesichert. —

B) Die Pilzflora der Buche in ihren Beziehungen zu *Viridis*

1. Mykorrhiza

Die Pilz-Wurzel-Symbiose spielt bekanntlich im Wasserhaushalt unserer Waldbäume eine wesentliche Rolle. In extremen Trockenzeiten werden diese Symbionten, nach Troll (1948) (vgl. auch Strasburger 1944) handelt es sich vorwiegend um bekannte Hut-Pilz-Arten, so stark geschädigt, daß vermutlich auch ihre Nutznießer — in diesem Falle die Buchen — in Mitleidenschaft gezogen werden können. Der Dispositionsgrad der Buchen wird wahrscheinlich vom Zustand dieser „halb-parasitären Kampfgenossen" mitbestimmt. Unsere Waldbäume mögen an sich auch ohne sie auskommen, erleiden wohl aber einen schweren Rückschlag, sobald sie plötzlich aus der Nutzgemeinschaft durch Tod des Partners herausgerissen werden (ähnlich wie bei manchen in Pilz-Symbiose lebenden Orchideen durch Ausfall des symbiontischen Pilzes Wachstum und Blühfähigkeit beeinträchtigt werden können).

2. Rinde- und holzzerstörende Pilze

Die in anbrüchigem Holz und Rinde lebenden Pilze dürfen hier nicht unerwähnt bleiben, da sie einerseits die Wirtspflanze erheblich schwächen und sogar abtöten können und *Viridis* damit Vorschub leisten — oder andererseits ihn dann auch direkt angreifen. So werden oftmals in schon vertrocknenden Buchen die Puppenwiegen mit ihren Insassen völlig vom Myzel eingesponnen und durchwachsen. Hierbei können — nach Schwerdtfeger (1944) — verschiedene bekannte Pilze wie *Hydnum, Polyporus, Agaricus* oder sogenannte zu den *„Fungi imperfecti"* gehörende Arten beteiligt sein, die im allgemeinen unter dem Begriff „Weißfäule" zusammengefaßt werden.

3. Schimmelpilze

In vernäßten Puppenwiegen und an Eigelegen machen sich öfters Schimmelpilze bemerkbar. Sie führen aber nicht immer zum Absterben der von ihnen befallenen *Viridis*-Eier oder -Puppen. Bei den Eiern mag in diesem Zusammenhange die Schutzhülle des Geleges Bedeutung besitzen. In freier Natur sind die *Viridis*-Larven und -Puppen unter der Rinde weitgehend vor Pilz-Sporen-Infektionen und Angriffen durch Myzel gesichert, so daß Schimmelpilze dort nur ganz unwesentlich unter ihnen „aufräumen" können.

C) Der Schädling und seine tierischen Feinde

1. Räuber

Nach eigenen Beobachtungen kommen als räuberisch lebende Feinde von *Agrilus viridis* L. mit seinen verschiedenen Entwicklungsstadien folgende Tiergruppen in Frage:

a) Vögel. Unter den Vögeln dürften wahrscheinlich alle Insektenfresser auch Liebhaber von *Viridis* sein. Als Eiervertilger betätigen sich vor allem Meisen und Kleiber. Ich habe sie oft beim systematischen Absuchen der Buchenrinde gesehen und auch das Abpicken der Eigelege beobachten können. Unter den Spechten wurde der Grünspecht beim Aufhacken von Puppenwiegen vielfach beobachtet. Seine Hiebspuren waren vor allem an stark befallenen Altbuchen sehr häufig zu finden. Eine nennenswerte Rolle bei der Dezimierung dieses Schädlings spielt er jedoch nicht.

b) Schnecken. Verschiedene *Arion-* und *Limax*-Arten wurden regelmäßig des Nachts oder bei feuchtem Wetter beim Absuchen der Rinde und beim Vertilgen der Eigelege von *Viridis* beobachtet. Ihnen fallen die Eier oft in hohem Prozentsatz zum Opfer. Von den verzehrten Eihäufchen ist nachher außer einem weißlichen Schleier oder Tupfen in der eingetrockneten Schleimhaut der Schnecke kaum mehr etwas zu sehen.

c) Insekten. Raubfliegen *(Asilidae)* — die bekanntlich von Insektenbeute leben — habe ich mit überwältigten *Agrilus*-Imagines gesehen. An *Agrilus*-Eigelegen beobachtete ich verschiedentlich Ameisenkäfer *(Clerus formicarius* L-*Cleridae)* und *Tomoxia biguttata* Gyll. *(Mordellidae)*. Sie nehmen aber wahrscheinlich nur gelegentlich verletzte Eier an. Dagegen betätigen sich als Eiervertilger Wegameisen *(Lasius niger* L.) zuweilen sehr aktiv: Ich konnte sie beim Ausnagen von Puppenwiegen verfolgen, die nicht ganz fest verschlossen waren. Sie trugen hier die Puppen weg. Die Wegameisen nagen beim Vertilgen der Eier alles ab — bis auf einen kleinen Rest der Gelegehülle, der als feiner Ring auf der Rinde erhalten bleibt. An der Auszackung des Randes läßt sich gleich einwandfrei der Urheber des Fraßes bestimmen. Einige Bäume, die von Ameisen auf „Honigtau"-Suche regelmäßig erklettert wurden, waren in dieser Weise vollständig von *Agrilus*-Eigelegen freigehalten. Übrigens scheint es individuelle Unterschiede bei den einzelnen Völkern von *Lasius niger* L. hinsichtlich des Verhaltens zu den Eigelegen von *Viridis* zu geben. So beobachtete ich gelegentlich auch von diesen Ameisen besuchte Stämme, auf denen alle Eigelege unberührt blieben, obgleich die Ameisenstraßen direkt daran vorbeiführten.

d) Milben. *Viridis*-Käfer fand ich gelegentlich stark mit Milben besetzt. Vermutlich dienten sie nur als Transporttiere. Da die Fluggäste sich in den Intersegmentalhäuten oft in großer Zahl festsetzten, ist es allerdings möglich, daß sie ihren Wirt durch Aussaugen des Körpersaftes schwächen.

2. Ento-Parasiten

Die im Schrifttum bislang vorliegenden Angaben über Ento-Parasiten von *Agrilus viridis* L. sind mit den eigenen Feststellungen in nachstehender Übersicht zusammengefaßt.

a) *Braconidae* (Schlupfwespen i. w. S.):

Atanycoles neesii Marsh. (KAMP 1952) = 10 Exemplare
Eucorystes aciculatus Marsh. (LEONARDI 1922) = 8 Exemplare

(Die Bestimmung dieser beiden Arten konnte zunächst nur selbst vorgenommen werden; sie steht durch den Spezialisten noch aus.)

Coeloides scolyticida Wesen. und
„ „ „ — var. *rugulosa* Fabr.
Microgaster globatus Nees. (Schimitschek 1935)
Spathius brevicaudis Rtzb.
„ *radzayanus* „
„ spec. — (Kamp 1952)

b) *Ichneumoidae* (Schlupfwespen i. e. S.):

Cecidonomus nigriventris Ths. (Det. Aerts)
(Mit Vorbehalt wegen schwieriger Bestimmbarkeit.)
Xylonomus praecatorius Rtzb. — (Kamp 1952)

c) *Chalcididae* (Erzwespen):

Calosota vernalis Curt.
(Kamp 1952, als Überparasit in *Eucorystoides* oder *Spathius*, Delucchi 1954 Det. Delucchi = 4 Exemplare.)
Entedon Agrilorum Ratz. — (Ratzeburg 1844)
Eurytoma spec. — (Delucchi 1954)
(Det. Delucchi, nur ein Männchen; die Art war nicht sicher.)
Pteromalus aemulus Ratz. — (Leonardi 1922)
Tetrastichus spec. — (Stäger 1923, als E k t o - Parasit?)
„ *legionarius* — (Kamp 1952, auch als Ei-Parasit)
„ *Agrilorum* Ratz. — (Weidner 1939)
Agrilus integerrimus (Delucchi 1954 — Det. Delucchi = 300 Exempl.)
Tetrastichus heeringi Del. — (Delucchi 1954 — Det. —)
(Delucchi, als nova species = 400 Exemplare)
Tetrastichus misellus Del. — (Delucchi 1954 — Det.)
(Delucchi als nova species = 70 Exemplare)

Erwähnt sei hier noch die angeblich (nach Kamp 1952) e k t o parasitisch an einer *Agrilus*-Larve gefundene Diptere *Lonchaea chorea* Fabr. —

Die Gesamt-Parasitierung der *Viridis*-Larven an Altbuchenrinde im Grafrather Versuchsgebiet betrug rund: 1.4 %.

Kamp, der an Altbuchen ebenfalls Braconiden und Chalcididen antraf, fand für sein Gebiet mit im Mittel 11.1 % bis 67.3 % erheblich höhere Werte, was wohl mit der bedeutend wärmeren und stärker durchsonnten Lage der von ihm untersuchten Buchenbestände zusammenhängen mag.

Im einzelnen ist über eigene Parasiten-Beobachtungen folgendes anzuführen: Die Angehörigen der Braconiden machten im Untersuchungsgebiet 1951—52 nur etwa 5 % aller *Viridis*-Parasiten aus. Ihr absoluter Anteil bei der Parasitierung der *Viridis*-Larven betrug etwa 0.3 % (17 Wespen aus ca. 5 000 untersuchten *Agrilus*-Larven). In den von mir ebenfalls untersuchten fränkischen Gebieten mit *Viridis*-Befall lag der Prozentsatz der Braconiden gegenüber dem der Chalcididen etwas höher, schätzungsweise 3—10 %.

Die Braconiden-Weibchen mit ihren oft recht langen Legestacheln erreichen bei der Eiablage die Wirtslarven auch noch tief in der Rinde. Bezeichnenderweise traten sie als *Viridis*-Parasiten ausschließlich an Larven auf, die in relativ dicker Altbuchenrinde fraßen — was eben mit dieser Langstacheligkeit ihres Legeapparates in Zusammenhang stehen dürfte. (Die mit kurzstacheligem Legeapparat ausgerüsteten Chalcidier waren in *Viridis*-Larven, die tief in Altbuchenrinde fraßen, naturgemäß nicht anzu-

treffen.) Die Körpergröße der Braconiden läßt die Entwicklung von höchstens zwei Individuen je Wirtslarve zu, in der Regel ist nur eine Wespe in der *Agrilus*-Larve zu finden. Ihr Entwicklungszyklus ist ebenfalls einjährig. Männliche Tiere waren nur selten anzutreffen. Der Geschlechtsindex liegt über 0.9.

Wesentlich größere Bedeutung — zumindest für den *Viridis*-Befall von Heistern — besitzen gewisse Chalcididen (Erzwespen). Das sind kleine (1 bis 4 mm) Wespen mit metallischen Farben. Festgestellt wurden im oberbayerischen Beobachtungsgebiet folgende Arten (bestimmt von Herrn Dr. Delucchi, Feldmeilen, Schweiz):

1. *Calosota vernalis* Curt. (Nur 4 Exemplare.)
2. *Eurytoma* spec. (Nur ein Exemplar.)
3. *Tetrastichus Agrilorum* Ratz.
   (Etwa 35% aller übrigen Chalcididen.)
4. *Tetrastichus heeringi* Del. (als nov. spec.)
   (Etwa 50% aller übrigen Chalcididen.)
5. *Tetrastichus misellus* Del. (als nov. spec.)
   (Etwa 10% aller übrigen Chalcididen.)

Etwa 95% aller *Viridis*-Parasiten werden demnach bei uns von der Gattung *Tetrastichus* gestellt (vgl. Abb. 26). Insgesamt wurden 796 Chalcididen, die sich in vorstehend genannter Weise auf fünf verschiedene Arten verteilen, aus den Fraßgängen bzw. Wirtslarven von *Viridis* isoliert. Außerdem wurden im geschlossenen Raum (Feld-Labor) aus *Agrilus*-Material über 10000 Erzwespen erbeutet, die wahrscheinlich ebenfalls zum größten Teil *Viridis*-Parasiten und mit den vorgenannten verwandt oder identisch sind. Da eine sichere Aussage — bezüglich der Wirtsverhältnisse — hier nicht möglich war, wurden diese Tiere in obiger Tabelle nicht berücksichtigt.

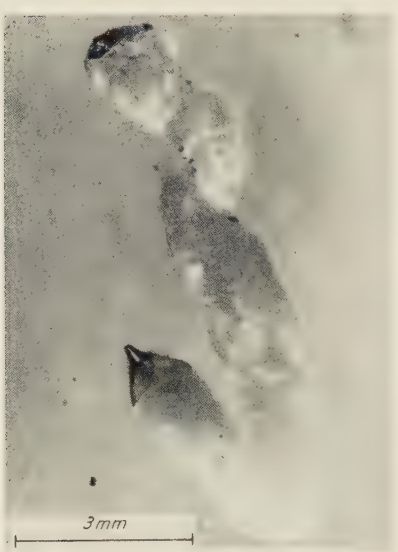

Abb. 26. *Tetrastichus*-parasitierte *Viridis*-Larve (bereits tot) mit 10 Parasitenlarven im Leib

Auch im Freiland wurden zahlreiche Braconiden und Chalcididen gefangen, die sich an Buchenstämmen mit *Viridis*-Befall zu schaffen machten. Diese sind ebenfalls unberücksichtigt geblieben, da ihre Wirtszugehörigkeit nicht einwandfrei feststand. (Diese Vorsicht erschien um so notwendiger, als in der *Agrilus*-Literatur eine erstaunliche Menge angeblicher Parasiten genannt wird, die vielfach ohne sichere Bestimmung der Wirtszugehörigkeit nur an Buchenrinde abgesammelt worden waren.)

Da die Gesamt-Parasitierung des untersuchten Heistermaterials — die, wie schon gesagt, nur von Erzwespen erzielt wurde — bei 6,5% lag, so sind auch diese noch kein entscheidender Vernichtungsfaktor für *Viridis*

(zum mindesten nicht im Grafrather Beobachtungsgebiet). Der Parasitierungsgrad kann von Standort zu Standort verschieden hoch sein. Einzelne untersuchte Heisterpflanzen wiesen maximal bis zu 95% parasitierte Larven auf. Zwischen diesem Wert und 0% lagen alle Abstufungen vor. Eine Regel der Parasitierungsstärke war im Vergleich der einzelnen Heister, die im 1-m-Verband angepflanzt waren, nicht festzustellen. Auch nesterweises Auftreten der Parasiten lag hier nicht vor. Ebenso war der im Versuchsgebiet anfangs an Nordhängen festgestellte höhere Parasitierungs-Prozentsatz späterhin nicht als Regel nachzuweisen.

Die Ausbreitung der Parasiten scheint im Gefolge von *Viridis* ganz lokal vor sich gegangen zu sein. Wenn man sich nämlich vergegenwärtigt, daß eine Tetrastiche nur zentimeterweise kurze Flugsprünge vollführen kann und nicht regelrecht fliegt, so ist es verständlich, daß diese Arten auch selbst 1952 — im dritten bis fünften Jahre der Massenvermehrung des Schädlings — örtlich noch sehr verschieden vertreten waren. Einer Verbreitung durch Luftströmungen wirken diese kleinen Wespen übrigens selbst entgegen, indem sie sich bei windigem Wetter sofort festsetzen und geschützte Orte aufsuchen.

Die Tetrastichen sind — nach meinem Befund — sämtlich Larvenparasiten von *Viridis*. Die Eiablage wird durch Anstich entweder schon am Embryo im Eigelege von *Viridis* vollzogen oder später durch die Rinde hindurch an der bereits fressenden Larve. Sowohl jüngere wie auch ältere Wirtslarven können auf diese Weise belegt werden. Im allgemeinen sind aber die mehr oberflächlich fressenden Junglarven den Angriffen der Parasiten leichter ausgesetzt. Bis auf drei Ausnahmen — (bereits aus dem *Viridis*-Ei geschlüpfte *Tetrastichus*-Imagines, deren Art-Zugehörigkeit nicht mehr bestimmt werden konnte) — schlüpften alle Tetrastichen aus dem Larven- oder spätestens aus dem „Vorpuppen"-Stadium des Wirtes. Eigentliche Ei-Parasiten — mit der Gesamt-Entwicklung im Wirts-Ei — scheinen also normalerweise zu fehlen.

Die Zahl der von einem *Tetrastichus*-Weibchen an eine *Viridis*-Larve abgelegten Eier konnte nicht direkt ermittelt werden. Im Höchstfalle wurden 28 Wespen — die beiden Geschlechtern angehörten — aus einer Wirtslarve gezogen. 1951 betrug die je Wirtslarve (gezogene) gefundene Parasitenzahl (im Durchschnitt aus 51 parasitierten Larven) rund 3, 1952 lag dieser Durchschnittswert (aus 196 parasitierten *Viridis*-Larven) bei rund 5 Wespen je Wirtslarve.

Der Entwicklungszyklus der *Tetrastichus*-Arten im *Viridis*-Wirt währte bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Individuen ein volles Jahr. Er lag also in derselben Größenordnung wie beim Wirt. Vereinzelt — und zwar in Südwestlagen — wurde die Entwicklung schon nach 6 Monaten abgeschlossen. Im übrigen dauerte die Entwicklung — bei konstanter Temperatur — der *Tetrastichus*-Puppen bis zum Schlüpfen der Imagines bei + 26° C = 25 Tage und bei + 21° C = 42 Tage. (Bei den Wirtspuppen war die Entwicklung unter diesen Temperaturen entsprechend 23 bzw. 40 Tage.) Der ganze Entwicklungsverlauf ist also weitgehend an den des Wirtes angepaßt.

Hingegen weichen die Erscheinungszeiten der Parasiten von jenen des Wirtes wesentlich ab. Sowohl im November (1952) als auch im März (1953) konnten bei Sonnenschein schlüpfende Tetrastichen beobachtet werden. Bei sonnigem, warmem Wetter versuchen die Weibchen schon Ende März die überwinterten Wirtslarven zu parasitieren. Der Temperatur-Anpassungsbereich der Wespen ist demnach erheblich größer als jener der *Viridis*-Imagines. Es ist durchaus denkbar, daß die Ei-Ablagen der Parasiten bei den relativ hohen Rinden-Temperaturen in der Sonne evtl. auch in den kalten Monaten vor sich gehen kann. Die laufenden Freiland-Kontrollen ergaben, daß die Tetrastichen nicht nur als Larven, sondern auch als Puppen und Imagines überwintern. Sie folgen in ihrer ganzen Entwicklung dem Temperaturanstieg im Freien rascher als der Wirt und eilen diesem infolgedessen im zeitlichen Erscheinen immer etwas voraus (vgl. Abb. 27).

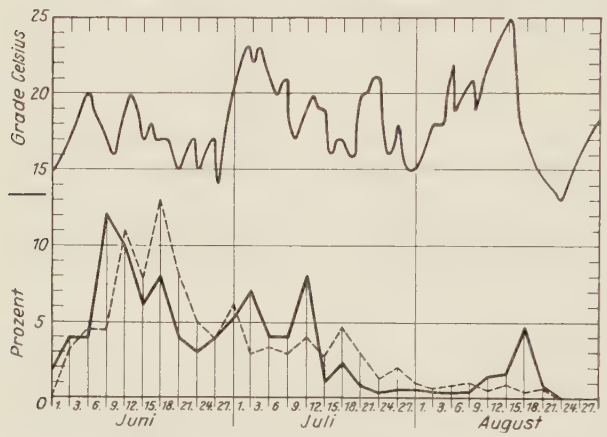

Abb. 27. Schlüpfzeiten der Käfer (*A. viridis* L.) — — — — — und ihrer Parasiten (Chalcididen) ———— 1952 im Feldlabor Grafrath – dazu die Tages-Temperaturmittel des Versuchsraumes. Insgesamt geschlüpfte Käfer = 1141 (= 100%), insgesamt geschlüpfte Parasiten = 11 170 (= 100%)

Der Weibchen-Anteil aller untersuchten Tetrastichen — ohne Berücksichtigung der Art-Zugehörigkeit — betrug 33 %. Der Geschlechtsindex ist demnach rund = 0.6. Das Geschlechts-Verhältnis war also reziprok dem von *Viridis* (mit = 0.4). Wie groß die durchschnittliche Gesamt-Eizahl je *Tetrastichus*-Weibchen ist, konnte infolge des Fehlschlagens der angesetzten Zuchtversuche nicht bestimmt werden. (Die Tiere ließen sich unter Laboratoriums-Verhältnissen unter keinen Umständen zur Ei-Ablage bringen, auch nicht einmal bei Nachbildung der natürlichen Gegebenheiten.) Dem relativ hohen Männchen-Anteil und den häufig beobachteten Begattungen nach zu urteilen, handelt es sich offensichtlich nicht um rein parthenogenetische Arten.

3. Seuchenartige Erkrankungen

konnten weder von mir noch von früheren Beobachtern an *Agrilus*-Larven, -Puppen oder -Käfern festgestellt werden. Offensichtlich bildet der Fraß in abgeschlossenen Gängen unter der Rinde eine gute Sicherung gegen das Umsichgreifen von Infektions- (Mikrosporidier-) oder Virus-Krankheiten.

D) Andere häufige Rindengäste, — Tertiär- und Folgebewohner

Im Grafrather Versuchsgebiet fanden sich folgende Insekten an *Agrilus*-besetzten Buchen, die — mit Ausnahme vielleicht von *Zeuzera pyrina* L. (Lepidoptera = „Blausieb") — dem einschlägigen Schrifttum nach durchwegs als „sekundäre" bis „tertiäre" Arten gelten:

1. Rinden- und Holz-Brüter

Coleoptera:

Agrilus graminis Lap.	(Buprestidae)	(vereinzelt)
Agrilus sulcicollis Lac.	(„)	(„)
Agrilus viridis L. *var. nocivus* Ratz.	(„)	(„)
Cerambyx scopolii Füssl.	(Cerambycidae)	(häufig)
Chrysobothrys affinis F.	(Buprestidae)	(„)
Taphrorhychus bicolor Hbst.	(Ipidae)	(„)
Xyleborus dryographus Ratz.	(„)	(„)
Xyloterus domesticus L.	(„)	(„)

Lepidoptera:

Sesia vespiformis L.	(Sesiidae)	(vereinzelt)
Zeuzera pyrina L.	(Cossidae)	(selten)

2. An toter Rinde und in den Larvengängen von Viridis

Coleoptera:

Endomychus coccineus L.	(Endomychidae)	(häufig)
Helops lanipes L.	(Tenebrionidae)	(sehr häufig)
Coccinelliden: Verschiedene Arten		(häufig)

Copeognatha (Psocoptera = Staubläuse):

Lachesilla u. a. Gattungen	(stellenweise massenhaft)

Diptera:

Mycetophiliden-(= Pilzmücken-)Larven im Bohrmehl offener Fraßgänge von *Viridis*	(häufig)

Neuroptera:

Rhaphidia-Larven (= Kamelhalsfliegen) in Fraßgängen	(häufig)

Thysanoptera: (Thripse)

Verschiedene Arten — außen an Rinde und in Larvengängen von *Viridis* und anderen Käfern	(sehr häufig)

E) Erdmaus-Schäden als Schrittmacher für *Viridis*-Befall

Die Erdmaus (*Microtus agrestis* L.) wurde wiederholt an Buchenstämmen abgefangen, deren Rinde in ausgedehntem Maße Nagefraß-Spuren aufwies. In unserem Gebiete hatten die Mäuse 1951/52 bis 30 cm starke Buchen am Boden ringsum entrindet. Die Fraßbilder — mit tief in den Splint eingreifenden Nagezahn-Spuren — lassen hauptsächlich auf Beteiligung dieser Mäuseart schließen. Rindenfraß an Stangenhölzern, der vereinzelt auch bis zu 4 m Höhe gefunden wurde, ist möglicherweise auf die Tätigkeit von Waldmaus (*Apodemus silvaticus* L.) oder Rötelmaus (*Evotomys glareolus* Schreb.) zurückzuführen. Die Vergrasung — besonders in und in der Nähe von Kulturflächen — kam besonders der Erdmaus-Vermehrung zustatten.

Die Heisterpflanzungen wurden durch diesen Rindenfraß zum Teil stark gelichtet. Die überlebenden Pflanzen waren durch die Fraßbeschädi-

gungen so mitgenommen, daß sie für den Bestand früher oder später ausfielen.

Durch diese Tätigkeit entstehen für *Viridis* Brutpflanzen in für ihn optimalem Zustande. Es war auch eine eindeutige Bevorzugung des Befalls dieser „Mäusebuchen" zu verzeichnen. Oft starben sie — bei vollständiger Ringelung — so rasch ab, daß *Agrilus* selbst mitten in Massenvermehrungsgebieten in der Entwicklung nicht nachfolgen konnte. Die Larven vertrockneten teilweise halbwüchsig in der abgestorbenen Rinde.

Südliche Buchenbestandsränder können durch Mäusefraß in Gemeinschaftsarbeit mit *Agrilus* in dieser Weise dauernd beschädigt und immer wieder von neuem aufgerissen werden. Ohne durchgreifende Mäusebekämpfung wird eine Gesundung solcher Südränder nicht möglich sein. —

Abiotische Umwelteinflüsse

A) Klima

1. Das Großklima der Untersuchungsgebiete

a) Witterung und Disposition der Buche

Für die zwei Orte Bad Tölz und München — als Beispiele aus den untersuchten bayerischen Gebieten mit schädlichem Auftreten von Agrilus — sind in den Klimatogrammen (Abb. 28, 29) die monatlichen Niederschläge und Temperaturen des extrem warmen Jahres 1952 wiedergegeben und in Vergleich zum jeweiligen langjährigen Mittelwert gesetzt. Bezüglich der Darstellung der Witterungsverhältnisse 1946—51 ebenfalls für diese und auch noch andere bayerische Orte sei auf die Arbeit von GORIUS (1955) hingewiesen.

Wie für 1952, so sind auch für die Nachkriegsjahre 47, 49 und 51 beachtliche Abweichungen der Temperaturen und Niederschläge vom langjährigen Mittelwert zu erkennen. Sie lassen von vornherein eine Schädigung selbst natürlicher Pflanzen-Gesellschaften erwarten. Diese Dürrejahre haben in der Landwirtschaft und im Forst große Verluste gebracht. Sie führten auf Grund der erlahmten Abwehrkraft der Pflanzen zur Massenvermehrung auch von holz- und rindenbrütenden Insekten.

Sehr schwerwiegende Folgen hatten die Trockenperioden in den schon normalerweise niederschlagsarmen Gebieten, wie etwa Bamberg und Weißenburg in Mittelfranken oder auch in gewissen Teilen der Schwäbischen Alb (vgl. KAMP 1952). Dagegen Bad Tölz mit seinen wesentlich größeren Regenmengen in der Vegetationsperiode (Abb. 28) wurde als Beispiel einer Grenzzone gewählt, in der *Agrilus viridis* L. schon nicht mehr zu Massenvermehrungen fähig war. Während im Moränengebiet nördlich des Würmsees noch überall örtliche Befallsherde anzutreffen waren, fanden sich weiter südlich meist nur noch unbedeutende Käfer-Vorkommen, die nichts mehr von einer Massenvermehrung erkennen ließen. Es besteht also offensichtlich eine Beziehung zwischen Niederschlagshöhe, Disposition der Brutpflanze und Vermehrungsfähigkeit des Käfers: Vom regenreichen zum Trockengebiet fortschreitend tritt letztere in zunehmendem Maße in Erscheinung.

Hinzu kommt, daß selbst ein an Gesamt-Niederschlägen reiches Gebiet, wie das der Münchener Schotterebene mit Jahres-Niederschlägen über 800 mm — pflanzenphysiologisch gesehen flächenweise als Trockengebiet

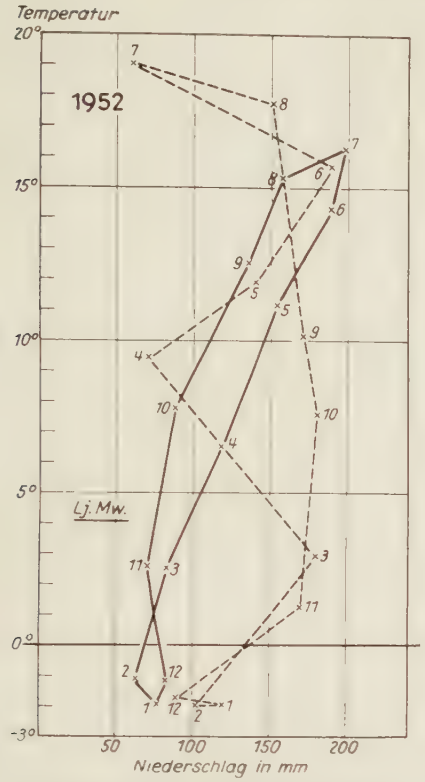

Abb. 28. Monatliche Temperatur-Mittel und Niederschläge von 1952 für Bad Tölz (660 m SH) zum Vergleich mit den langjährigen Mittelwerten (1881 — 1930)

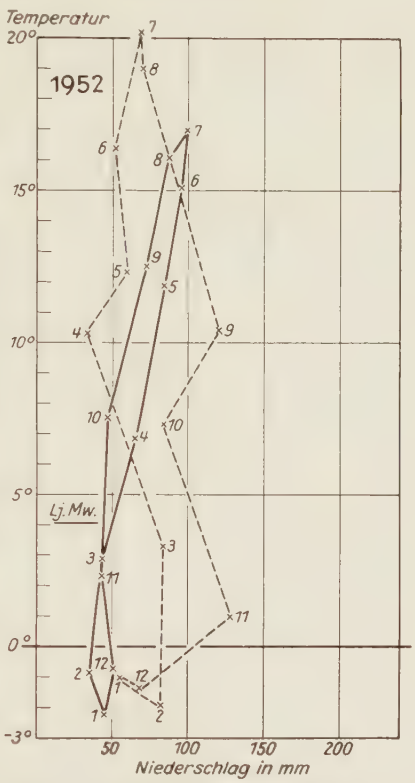

Abb. 29. Monatliche Temperatur-Mittel und Niederschläge von 1952 für München (529 m SH) zum Vergleich mit den langjährigen Mittelwerten (1881 — 1930)

zu gelten hat. Die Durchlässigkeit der Schotterterrassen und dazu die zeitlich ungleiche Verteilung der Jahres-Niederschläge schaffen Bedingungen, die sich auf den Pflanzenwuchs ähnlich wie in typischen Trockengebieten auswirken. Die Pflanzen können hier trotz reichlicher Gesamt-Niederschläge lange Zeit trockenstehen.

b) Witterung und Schädling

Wie oben gezeigt wurde, beeinflußt die Temperatur direkt die Entwicklung der Käfer. Die entscheidende Förderung der Käfer-Vermehrung ist aber im wesentlichen auf die vorausgehende physiologische Schwächung der Wirtspflanze zurückzuführen. Massenhafte Eiablagen bleiben — auch bei hohen Temperaturen — an g e s u n d e n Buchen stets erfolglos! Ebenso werden wiederholte Angriffe abgewehrt, solange ein Stamm noch über genügend Saft verfügt. Altbuchen des Versuchsgebietes mit Befalls-Spuren aus weit zurückliegenden Jahren zeigten, daß sie frühere *Agrilus*-Angriffe restlos abgewehrt hatten.

Durch vermehrte Belegung kranker Pflanzen kann sich unter optimalen Bedingungen die Käfer-Population selbstverständlich vergrößern. Der Entwicklungszyklus umfaßt bei *Viridis* aber immer mindestens ein Jahr. Eine Erhöhung der jährlichen Generationen-Zahl findet nicht statt.

Eine Gradation kann sich bei *Viridis* demnach erst im Laufe mehrerer Jahre entwickeln. Bei Nadelholz-Borkenkäfern (etwa: *Ips typographus* L. = „Buchdrucker", *-Ipidae*) mit einer jährlichen Generationenzahl von 2 bis 3 kann die wesentlich kürzere Entwicklungszeit zur baldigen Massenvermehrung führen. So eilte denn auch die verflossene Typographus-Katastrophe in Mitteleuropa zeitlich der Massenvermehrung von *Agrilus* in Süddeutschland um einige Jahre voraus.

2. Das Kleinklima im Lebensbereich der Flugtiere und der Entwicklungsstufen auf und in der Rinde

Für *Agrilus viridis* L. ist das Kleinklima in der Buchenrinde entscheidender Entwicklungs-Faktor. Aus diesem Grunde wurde auf die Untersuchung aller interessierenden kleinklimatischen Verhältnisse besonderer Wert gelegt.

a) Das Kleinklima im Lebensbereich der Flugtiere

Die Imagines betreffend interessieren die Temperatur- und Feuchtegrade der Luft an ihren Aufenthaltsorten. Diese sind in der Hauptsache Buchenrinde und Blätter. Da die freibeweglichen Käfer jederzeit einen Ortswechsel vornehmen und den extremen Verhältnissen eines Ortes ausweichen können, sind sie in der Lage, weitgehendere Kleinklima-Extreme zu ertragen als ihre Eier, Larven und Puppen.

Nach den vorliegenden Erfahrungen sind die bei uns möglichen extremen Strahlungs-, Wärme- und Trockenheits-Grade der Luft für die *Viridis*-Imagines in ihrem Biotop im allgemeinen erträglich — ohne die tödlichen Grenzwerte zu erreichen oder gar zu überschreiten. Selbst die extremen Großwetter-Verhältnisse der letzten Sommer mit vorübergehenden Schatten-Temperaturen von + 36° C (bei 40 % rel. L.F. oder weniger) haben den Käfern offensichtlich zugesagt. Ein Absterben im Freien, das auf Einwirkung letaler Temperaturen hätte zurückgeführt werden können, wurde nicht beobachtet.

Die Temperatur an der Rinden-Oberfläche liegt zwischen Rinden- und Luft-Temperatur (vgl. Abb. 30 a, b). Da sich die *Viridis*-Weibchen bei der Ei-Ablage gerade die Orte stärkster Einstrahlung und Wärme aussuchen, stehen sie selbst (und die Eier) angenähert unter dem Einfluß der Rindentemperaturen.

Die Temperatur-Differenzen zwischen Rinde und Luft sind abhängig von: Jahres- und Tageszeit, Lage im Biotop, Strahlungs-Intensität, Luftbewegung und schließlich auch von der Wärme-Leitfähigkeit der Rinde (die von ihrem Wassergehalt abhängt: vgl. KOLJO 1950). Die Einzelwerte von Luft- und Rinden-Temperaturen der verschiedenen Lagen am Stamm sind für eine Anzahl von Tagen (als Stichproben) innerhalb des Jahreszyklus aus den beigefügten Diagrammen zu ersehen (Abb. 30 a, b). Darin kommt auch die Beziehung zwischen Großwetterlage und Kleinklima zum Ausdruck.

Die *Viridis*-Imagines ertragen demnach ohne Schaden Temperaturbereiche des Kleinklimas in ihrem Biotop zwischen + 6° C und über + 40° C (mit oder ohne Sonnenstrahlung) — bei relativen Luft-Feuchtegraden zwischen 40 % und 100 %.

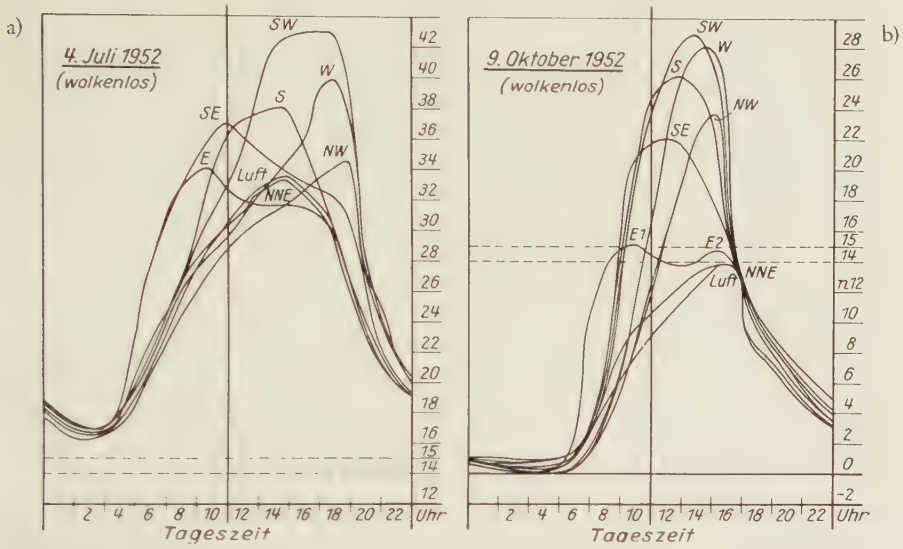

Abb. 30. Temperaturgang in der Rinde eines stehenden Altbuchenstammes (an seinen verschiedenen Flanken) im Vergleich mit der Lufttemperatur (+ 14—15° C = Entwicklungsschwelle) von *A. viridis* L. a) am 24. VII. 1952, b) am 9. X. 1952

b) Das Kleinklima im Lebensbereich der Entwicklungsstufen — auf und in der Rinde

I. Eigelege: Der Temperaturgang innerhalb eines Eigeleges (der mit den verfügbaren Hilfsmitteln nicht gemessen werden konnte) weist gegenüber dem der Rinden-Unterlage wahrscheinlich geringe Unterschiede auf. Zu vermuten ist das auf Grund der hellen Färbung (Strahlungs-Abschirmung!), der Form und der Isolierschichten der Eihäufchen (vgl. Seite 251 Teil I). Wesentlich kann diese Differenz jedoch nicht sein. Sie spielte für die Entwicklung auch keine große Rolle, so daß die Feststellung dieser Minimal-Unterschiede wesentliche Ergebnisse erbracht hätte. Was den Temperaturgang in der Rinde anbetrifft, so wurde mit einer Genauigkeit von 0,5° C gemessen (vgl. folgenden Abschnitt!).

II. Larven und Puppen: Für Larven, „Vorpuppen" und Puppen, die dasselbe „Biotop Rinde" besiedeln, gelten annähernd übereinstimmende Temperaturverhältnisse. Die Feuchtegrade und Dampfspannungen (bei verschiedenem Wassergehalt) in der Rinde hingegen können wesentlich voneinander abweichen (vgl. Seite 275 Teil I).

Larven und Puppen liegen in der Rinde in verschiedener Tiefe — von der Oberfläche an gerechnet —, bis zu 2 cm. Damit ergeben sich für sie entsprechende Unterschiede der Insolations-Verhältnisse. Die jüngsten Eilarven sind unter Spiegelrinde nur durch wenige chlorophyllhaltige Zellschichten nach außen hin abgeschirmt und der Strahlung in wesentlich höherem Maße ausgesetzt als die tieferliegenden älteren Larven. Die fast gleichen Entwicklungszeiten von tief in Altholzrinde fressenden Larven und jenen von oberflächlich in dünner Rinde befindlichen Tieren lassen erkennen, daß diesen Insolations-Unterschiede grundlegend keine wesentliche Bedeutung zukommt. Es wurden daher nur die Faktoren: Wassergehalt und Temperaturgang der Buchenrinde untersucht.

Die Wassergehalte wurden durch Wägung ermittelt. Sie ergeben sich aus der Differenz von Frisch- zu Trockengewicht. Die verschiedenen für *Viridis* Optimal- und Grenzwerte der Rinden-Feuchte wurden bereits in Tabelle 3 gebracht (Seite 79).

Die Rinden-Temperaturen wurden mit Quecksilber-Thermometern an Altbuchen und an Junghölzern (lebende s t e h e n d e Stämme) verschiedenen Zustands (Wassergehalts) gemessen. In jedem Falle wurden zumindest die Extrem- und Mittelwert-Lagen ausgemessen, vielfach auch alle Zwischenlagen bis zu $^1/_{16}$ des Stamm-Umfanges (also z. B.: S, SSW, SW, WSW, W usw.), so daß für alle Himmelsrichtungen Meß-Ergebnisse vorliegen. An Stichtagen — nur unter Hochdruckwetterlage mit voller Sonnen-Einstrahlung — wurden in fast jedem Monat des Jahreszyklus (Juni 1952 bis Mai 1953) Messungen in mindestens zweistündigem Abstand tagsüber vorgenommen — im Sommer auch stündlich mehrere Male im 24-Stunden-Zyklus. (Vergleichsweise wurden bei der Gelegenheit auch Temperaturen im Boden, in Bodennähe, im Laubwerk — das heißt: in den für *Agrilus* in Frage kommenden Biotopen — gemessen.)

Für die Zwischenzeiten wurden die Werte durch Interpolation gewonnen. Dabei wurden berücksichtigt: 1. Der Temperaturgang der Luft. (Er wurde laufend von einem FUESS'schen Thermographen in „Englischer Hütte" am Standort registriert.) 2. Der Strahlungsgang (Sonnenscheindauer). (Er wurde gemessen von einem BOBITZSCH-Aktinographen des Meteorologischen Instituts der Forstlichen Forschungsanstalt in München). 3. Die eigenen Meßwerte der Stichtage bei ähnlichen oder gleichen Wetterlagen.

Die durch derartige Interpolationen erzielten Ergebnisse stellen nur eine Annäherung an die wirklichen Verhältnisse dar. Sie sind mit Fehlern belastet, die sich aus kleinsten Lage-Unterschieden der Thermometer — sowohl in der Tiefenlage als auch seitlich in der Rinde — notwendig ergeben mußten. (Die Rinden-Temperatur ist je nach der Tiefenlage infolge der Wärme-Ableitung etwas verschieden (vgl. auch GERLACH 1929, KRENN 1933), auch rein subjektive Beobachtungsfehler konnten nicht berücksichtigt werden.

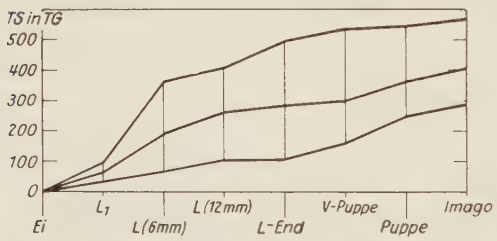

Abb. 31. Temperatursumme, die *Agrilus viridis* L. im Verlaufe der Entwicklung (Ei-Imago) 1952 — 53 in seiner natürlichen Lage in Altbuchenrinde empfing (Temperatursumme = Produkt aus Entwicklungszeit in Tagen und Temperatur in °C oberhalb der Entwicklungsschwelle von + 14 — 15 ° C)

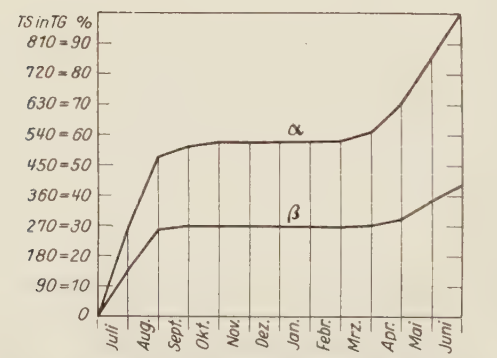

Abb. 32. Monatlicher Temperatursummen-Zuwachs im Jahreszyklus (Grafrath, 16. VI. 52 — 15. VI. 53) in der Rinde von stehenden Altbuchenstämmen, angegeben in %, bezogen auf die Jahressumme (= 100 %). Lage des Maximums in SW mit 900 Tage-Graden (— 15) = 100 %. Lage des Minimums in NNE mit 391 Tage-Graden (— 15) = 43 % Die von *A. viridis* L. im Gesamtzyklus durchschnittlich benötigte Temperatursumme (TS) = 403 Tage-Grade (— 15)

Das Ziel dieser Untersuchungen erforderte lediglich die Aufdeckung mikroklimatischer Unterschiede der verschiedenen Larvenlagen am Stamm und deren Beziehung zum Standort- und Großklima. Die aus den Einzelwerten errechneten Temperatur-Summen geben deshalb nur grob die relativen Unterschiede der Lage-Verhältnisse wieder. Immerhin kennzeichnen diese Daten die ganz eigenen Lebensansprüche von *Viridis*. (Der Temperatursummen-Berechnung wurde hier ein unterer Schwellenwert der Entwicklung von + 15° C — als theoretischer Mittelwert — zugrunde gelegt; vgl. hierzu Teil I.) Die Diagramme (Abb. 31, 32 zeigen die Verhältnisse und Einzelwerte, so daß sich eine weitere Erläuterung erübrigt. Die Temperatursummen (über + 15° C) wurden hierbei für die genannte Zeit aus den einzelnen Tages-Stunden-

Werten der beiden extremen und einiger Mittellagen abgeleitet. Der monatliche Temperatursummen-Zuwachs mit der ansteigenden Gesamtsumme im Jahreszyklus — ist in Diagramm (Abb. 32) dargestellt.

Die im ganzen Jahresverlauf an den verschiedenen Flanken eines Baumstammes erhaltenen Temperatursummen lassen die bedeutenden Unterschiede der Nord- und Südlagen erkennen.

B) Boden, Standort — und Disposition der Buche

1. Der Boden

Bodenart und -struktur spielen vor allem in Trockenzeiten die entscheidende Rolle im Wasserhaushalt der Pflanze. Die Bodenverhältnisse spiegeln sich denn auch geradezu im Aussehen der Bestände. In unserer Moränen-Landschaft wechselt die Bodenart oft regellos vom reinen Schotter und Kies bis zum tiefgründigen Lehm. Entsprechende Unterschiede weist die Vitalität der Buche in der Abwehr des Käfer-Befalls auf: 6 meiner Kontrollbäume, die auf tiefgründigem, sandigem Lehm stockten, hatten je einige tausend *Agrilus*-Larven abgewehrt und im Saft erstickt. Die über losem Glazialschotter wurzelnden Buchen dagegen erholten sich nur selten oder gar nicht und gingen ein. Vielfach war also hier nur die Dürre in Verbindung mit ungünstigen Boden- und Standort-Verhältnissen die Todesursache der Buchen — ohne daß *Viridis* oder andere Schädlinge mitgewirkt hätten! Andererseits können autochtone Bestände auch Dürrezeiten auf ausgetrocknetem Grunde überstehen (wie die Buchen auf Jura-Kalken), solange ihnen zusagende Boden-Verhältnisse vorliegen.

2. Der Standort

Von großem Einfluß auf die Widerstandskraft der Buchen erweist sich die jeweilige Hanglage. Auf Südwest-Hängen sind diese Bäume am meisten gefährdet. So berichtet auch Bovey (1953/2) aus der Schweiz, daß *Viridis* ein absolut sekundärer Schädling ist, der vor allem an Südhängen und wenig tiefgründigem Boden schädlich werden kann (Tafeljura). Die hier intensivere Einstrahlung und die höheren Temperaturen schaffen — trotz ähnlicher Niederschlagsmengen wie an Nordhängen — leichter die für die Käfer-Entwicklung nötige Disposition. Selbst in Höhenlagen über 900 m ü. d. M. können bei uns ausnahmsweise noch günstige Entwicklungsverhältnisse auf kleinstem Raum gegeben sein. (So fand ich noch kleine Käferherde in dieser Höhenlage am Alpenrand bei Berchtesgaden, Traunstein, Rosenheim, Garmisch und anderen Orten).

Abschließend läßt sich sagen, daß das Verbreitungsgebiet von *Viridis* nicht durchwegs einheitlich gekennzeichnet ist, da das vielseitige Zusammenspiel von Boden- und übrigen Standort-Verhältnissen fast überall örtlich die erforderliche Disposition der Brutpflanze schaffen kann. Bevorzugt ist das in Südlagen von Trockengebieten der Fall — und da besonders auf durchlässigen Böden. —

Mortalität und Massenwechsel

A) Die Verhältnisse in den Versuchspflanzen

Um einen Überblick über die Sterblichkeit der einzelnen Entwicklungsstufen von *Viridis* im Laufe einer Generation zu erlangen, wurde im Be-

obachtungsjahr 1952 — beginnend von der Eiablage an (15. Juni) — die Käfer-Entwicklung an 300 Buchenheistern und an 28 Altbuchen laufend überwacht. Nach Feststellung der Gesamtzahl abgelegter *Viridis*-Eier fand in regelmäßigen Abständen eine Stichproben-Untersuchung statt, die schließlich eine Übersicht des zahlenmäßigen Rückganges der Nachkommenschaft ergaben — wie auch Anhaltspunkte über die dabei wirkenden Sterblichkeitsfaktoren der Umgebung.

Die Heister wurden im März 1952 eigens aus Naturverjüngungen mit Wurzelballen herausgestochen und anschließend an einem offenen Südost-Hange ausgepflanzt. Ein Angießen fand nicht statt. Ebenso wurde beim Verpflanzen weder an ober- noch an unterirdischen Teilen der Pflanzen (Buchenheister) ein Beschneiden vorgenommen. Durch den Eingriff des Verpflanzens — der den hierbei sonst allgemein üblichen Methoden entsprach —, ferner durch nachfolgende Spätfröste und Trockenheit hatten diese Pflanzen zunächst schwer gelitten, was an dem vergilbten Laub zu erkennen war. Sie waren so für *Viridis*-Befall größtenteils prädisponiert. (Deshalb erscheint übrigens die mancherwärts geübte Praxis, bei Verpflanzungen von Heistern einen kräftigen Rückschnitt der oberen Teile vorzunehmen — um schon im ersten Jahr der Pflanzung einen starken Austrieb zu erzwingen —, zweifellos sehr angebracht und berechtigt. Diese Behandlung führt zwangsläufig zu einem gesteigerten Saftdruck im lebenden Rindengewebe der Heister und sicher auch — im Bedarfsfalle — zur kräftigen Wundkallusbildung, was beides im Gesagten die natürliche Abwehrkraft der Buche gegen Käfer-Befall darstellt.)

Die für die Versuche gewählten Altbuchen waren bei der Sturmkatastrophe 1946 plötzlich freigestellt worden und in der Zwischenzeit durch Rindensonnenbrand und *Viridis*-Befall beträchtlich geschwächt.

Das Ergebnis dieser Beobachtungsreihe an den genannten Versuchspflanzen ist in der nebenstehenden Tabelle 4 zusammengefaßt.

Nur als Schätzung — zum Teil auch in gemessenen Werten — sei der Wirkungsgrad der einzelnen Mortalitäts-Faktoren (nach Beobachtungen an Heistern und Altbuchen) aufgezeigt:

Aus der Übersicht ist zunächst zu entnehmen, daß sowohl an Heistern wie an Altbuchen die Haupt-Sterblichkeit auf das Eilarven-Stadium entfällt. Es entspricht das dem, was auch von anderen Insekten bekannt ist. Soweit nähere Untersuchungen vorliegen, erwies sich stets das erste und allenfalls das zweite Larvenstadium in der Population als das kritischste (vgl. ZWÖLFER 1933).

Vom Junglarvenstadium ab nimmt die Widerstandsfähigkeit der *Viridis*-Larven gegen Umwelt-Einflüsse sukzessive zu, um im Altlarven- und „Vorpuppen"-Stadium mit 3 % (an Heistern) bzw. 24 % (an Altbuchen) Sterblichkeit die geringsten Werte zu erreichen. Insgesamt ergeben sich für die eine beobachtete Generation von Januar 1952 bis April 1953 eine Gesamtsterblichkeit von 66 % für die Heisterpflanzen und eine solche von 89 % für die Altbuchen.

Hieraus ist zunächst zu entnehmen, daß die entscheidenden Einflüsse, die die Sterblichkeit der verschiedenen Entwicklungsstufen bewirken, nicht auf tierische Feinde und Parasiten zurückgeführt werden können, sondern im wesentlichen in der Abwehrkraft der befallenen Pflanzen zu suchen sind. Wie früher gezeigt, handelt es sich dabei in erster Linie um den Saftdruck des noch lebenden Bindengewebes und in zweiter Linie um Wundkallus-Bildung. Von besonderem Interesse ist die Feststellung, daß die Abwehrkraft der Altbuchen — gemessen an der Gesamt-Sterblichkeit der hier beobachteten *Viridis*-Population — hier mit 89 % erheblich höher zu bewerten ist als die der frisch verpflanzten Heister mit 66 %. (Die Ursachen

Tabelle 4. Sterblichkeit der einzelnen Entwicklungsstufen von *Agrilus viridis* L. in den Versuchspflanzen in Grafrath 1952—53

Altersstufen von *Agrilus*	An Buchen-Heistern (208 Pflanzen) Individuen / Prozent			An Alt-Buchen (28 Stämme) Individuen / Prozent		
Ausgezählte Eigelege (zu je 6.4 Eiern (i. D.)	834	Stück	100	1070	Stück	100
Somit abgelegte Eier	5370	„	100	6860	„	100
Hiervon Gesamt-Ausfall an Eiern (*1)	830	„	15			
Schlüpfende Eilarven (*3)	4540	„	85			
Sterblichkeit der Junglarven in Fraßgängen von 0—40 mm Länge (*4)	1920	„	42	4840 (*2)	„	70
Es verblieben an Larven mittleren Alters	2620	„	58	2020	„	35
Sterblichkeit der Larven mittleren Alters in Fraßgängen von 40—200 mm Länge	716	„	27	1060	„	52
Es verblieben somit an Altlarven und „Vorpuppen“	1904	„	73	960	„	48
Sterblichkeit der Altlarven und „Vorpuppen“	60	„	3	230	„	24
Es überlebten von der Ausgangspopulation (Eizahl)	1844	„	34	730	„	11
Die Gesamt-Mortalität bis April 1953 betrug somit	3536	„	66	6130	„	89

Anmerkungen:

(*1) = Durch Taubheit und Einwirkung von Außen-Faktoren.

(*2) = Die Ei-Verluste an Altbuchen wurden nicht ausgezählt. Ebenso konnte der Ausfall an jüngsten Larvenstadien wegen der Unübersichtlichkeit der Fraßbilder in Altbuchenrinde nicht mit Sicherheit verfolgt werden. Festgestellt wurde hier allein die Differenz zwischen der Anzahl abgelegter Eier und der vorgefundenen mittleren Larvenstufen — also der Gesamt-Verlust an Individuen bis zu dieser Altersstufe.

(*3) = Ermittelt aus der Anzahl begonnener Fraßgänge.

(*4) = Durch Überwallung und Saftfluß der Wirtspflanze sowie durch Überhitzung und Austrocknung der Rinde.

für die physiologische Schwächung dieser Buchenheister wurden bereits erwähnt, — Seite 96).

Verglichen mit den obigen Gesamtzahlen für die Sterblichkeit erscheinen die durchschnittlich ca. 3 % Abgänge durch Parasiten belanglos. Ohne Zweifel ist die Abwehr der Brutpflanze bei allen Entwicklungsstufen von *Viridis* — mit Ausnahme vielleicht für die äußerlich angehefteten Eier — die wichtigste Todes-Ursache.

B) Der Massenwechsel von *Agrilus viridis* L. während der Nachkriegsjahre und seine Ursachen

Ähnlich wie in anderen Teilen des Bundesgebietes (vgl. Kamp 1951, 1952, Vietinghoff-Riesch & Vité 1952, Wellenstein 1951), so hatte auch in Bayern in den Nachkriegsjahren eine örtliche Zunahme der Population von *Viridis* stattgefunden, die aber hier nur unter den Bedingungen, wie sie im Forstamt Fürstenfeldbruck gegeben waren, zu einem katastrophalen Auftreten mit erheblichen Schäden führte.

Tabelle 5

Verlust-Ursachen Es bedeutet: (H) = Heister (AB) = Altbuche	Mortalität in % Bezogen auf die Ausgangs-Population (Eizahl)		Bezogen auf die ausgefallenen Individuen
I. Ausfall an Eiern insgesamt ca.	15	(H)	100
a) Durch physiologischen Tod	8,36	(H)	55
Darin sind enthalten:			
A. Sterilität (Taubheit) ca.	4		28
B. Zu geringe Größe ca.	1		6
C. Vertrocknen durch Einreißen der Schutzhülle ca.	3		21
b) Durch Gefressenwerden (von Ameisen, Schnecken, Vögeln) ca.	4	(H + AB)	25
c) Durch Verlegen der Eier ca.	1	(H + AB)	6
d) Durch Abplatzen ca.	2	(AB)	14
II. Tod aller Entwicklungsstufen	74	(AB)	100
	51	(H)	
a) Durch Konkurrenz der eigenen Artgenossen (Platzmangel bei Larvenfraß) ca.	6,5	(H)	10
b) Durch die Wirtspflanze ca.	60	(AB)	80
Darin sind enthalten die Ausfälle durch:			
A. Kallus-Bildung ca.	15		20
B. Wund-Saftfluß ca.	33		45
C. Vertrocknen der Rinde ca.	12		15
c) Durch Verpilzung (alle Entwicklungsstufen) ca.	4	(AB)	5
d) Durch Spechte *(Picus)* ca.	1	(AB)	1
e) Durch Ento-Parasiten ca.	2,5	(H + AB)	3
Gesamt-Mortalität (Ei—Puppe—E):	66% an Heistern 89% an Altbuchen		

Die allgemeine, sich über das Gesamtgebiet erstreckende Bevölkerungszunahme (Progression) hängt zweifellos mit den extremen Witterungsbedingungen während mehrerer aufeinanderfolgender Jahre (1945—52) zusammen, die auch bei anderen Sekundär-Schädlingen (wie Fichten- und Tannen-Borkenkäfern, Lärchenbock (vgl. GORIUS 1955) zu Massenvermehrungen und Schadauftreten geführt haben. Für die Groß-Klima-Werte des Beobachtungsgebietes kann auf die Arbeit von GORIUS (1955) verwiesen werden, in der eine Analyse der Klima-Faktoren für diese Jahre dargelegt wird (vgl. auch Abb. 28, 29).

Durch die übertemperierten Vegetationsperioden mit gleichzeitig fehlenden Niederschlägen sind Verhältnisse entstanden, die auch bei der Buche mit ihrem verhältnismäßig flachen Wurzelsystem vor allem auf Schotterböden zu einer empfindlichen physiologischen Störung führten.

Derartige gefährdete Buchen-Standorte sind besonders in Oberbayern sehr häufig.

Die überhöhten Sommer-Temperaturen — zusammen mit dem Ausfall der Niederschläge — haben *Agrilus viridis* L. in doppelter Weise in seiner Vermehrung begünstigt: 1.) Bei den verhältnismäßig hohen Wärmeansprüchen, die er für seine Entwicklung stellt, mußte diese durch die hohen Temperaturen zwangsläufig gefördert werden. 2.) Die physiologische Schädigung der Pflanzen infolge der mehrjährigen Dürre hemmte deren Abwehr (Saftfluß und Wundkallus-Bildung) und setzte auf diese Weise die für gewöhnlich hohe Sterblichkeit von *Viridis* während seiner Larvenzeit beträchtlich herab. Beides zusammen — und dazu noch während mehrerer Generationen — mußte zu einer Steigerung der Bevölkerungsdichte führen. (Die trockener gewordene Rinde der Buche wurde bei der zusätzlichen Wärme noch ungleich mehr erhitzt (vgl. Koljo 1950) als sonst normalerweise — und ihre ganze Vitalität schon dadurch entsprechend herabgesetzt. Das Kräfteverhältnis im gegenseitigen Lebenskampf (Wirt & Schädling) wurde dadurch sehr zugunsten von *Viridis* verschoben.)

Erst vom Spätjahr 1952 ab begann mit dem Einsetzen vermehrter Niederschläge, die im wesentlichen bis zum Dezember anhielten, und zugleich mit einem allgemeinen Rückgang der Temperaturen während der Vegetationsperiode (die unter der Norm blieb) ein Bevölkerungs-Rückgang von *Agrilus viridis* L. Wenn auch der „Eiserne Bestand" der Art noch nicht erreicht sein dürfte, so kann dagegen von einer bedenklichen Höhe der Bevölkerungsdichte von *Viridis* in Bayern jetzt nicht mehr die Rede sein.

Zu dieser allgemeinen Förderung, die der Käfer in seinem Auftreten durch die extremen Witterungsverhältnisse der Nachkriegsjahre erfuhr, kamen im besonderen Falle meines Beobachtungsgebietes im Forstamt Fürstenfeldbruck noch Bedingungen hinzu, die seine Vermehrung weiter begünstigten: Die dort 1946 eingetretene Sturm-Katastrophe führte — wie schon erwähnt — zur Freistellung einer großen Anzahl von Altbuchen. Sie waren folglich in ihrer Abwehrkraft gegen *Viridis* geschwächt und boten zunächst im Kronenraum und später auch am Stamm dem Käfer beste Brutmöglichkeiten, die anfangs übersehen wurden. Die 1948 in großem Umfang angepflanzten Heister, die aus geschlossenen Naturverjüngungen stammten und dazu nicht zurückgeschnitten waren, wurden ebenfalls physiologisch weitgehend geschwächt. Sie boten dem — in den aus der Sturmkatastrophe verbliebenen Altbuchen inzwischen stark vermehrten — Käfer beste Brutgelegenheit, von der er auch in größtem Umfange Gebrauch machte. Rund $^2/_3$ der 30 000 angepflanzten Heister wurden in kurzer Zeit von ihm befallen. Eine weitere Förderung erfuhr *Viridis* in diesem Gebiet durch die starken — mit der Verwachsung der Sturmflächen zusammenhängenden — Mausschäden in Naturverjüngungen und Stangenhölzern (vielfach sogar an Altbuchen!). Zu der extremen Witterung kamen hier also noch die Folgen der Sturmkatastrophe im weiteren Sinne als auslösende Momente der Kalamität hinzu. Mit dem Aushieb der stärkst-befallenen Buchen bzw. einem scharfen Rückschnitt der befallenen Pflanzheister („Auf-Stock-Setzen") fand auch hier die Kalamität ihr Ende.

Geht man vom Vermehrungspotential des *Agrilus viridis* L. aus (vgl. Bremer 1929, Martini 1931, Zwölfer 1931), so kommt man für die Vernichtungsquote jeder Generation — die zur Erhaltung der Art auf die

Dauer nicht überschritten werden darf — auf etwa 85% der Nachkommenschaft. Dieser Prozentsatz errechnet sich in folgender Weise: Bei einem Weibchen-Anteil von rund 0.4 und einer durchschnittlichen Eizahl je Weibchen von rund 20 (vgl. Seite 279 Teil I) ergibt sich für *Viridis* ein Vermehrungspotential (Weibchen-Anteil mal durchschnittliche Eizahl 0.4 mal 20) von: 8. Es entfallen mithin auf jedes Individuum einer Käfer-Population im Durchschnitt 8 Nachkommen. Zur Erhaltung der Ausgangs-Bevölkerung können theoretisch also jeweils 7 davon zugrundegehen, das sind = 87.5%!

Eine Gesamt-Mortalität von 89%, wie sie bei der Analyse der *Viridis*-Entwicklung seit 1952 schon im März 1953 an Alt-Buchen resultierte, bedeutet hierbei bereits Rückgang (Regression) der Bevölkerung. Dazu im Gegensatz ist eine Sterblichkeit der Nachkommenschaft von 66%, wie sie bei der Vergleichs-Analyse an Heisterpflanzen festgestellt wurde, ein Hinweis, daß der Massenwechsel von *Viridis* unter diesen Bedingungen ausgesprochen progressiv ist!

Ergänzend sei hier noch auf die im einschlägigen Schrifttum genannten ursächlichen Verhältnisse hingewiesen, die den Massenwechsel von *Agrilus*-Arten in besonderer Weise begünstigten:

1. Unterernährung der Brutpflanzen (FELT 1935 = *Agrilus bilineatus* Weber und *A. anxius* Gory in nordamerikanischen Laubhölzern, MOKRZECKI 1922 = *A. foveicollis* Mars. in bulgarischen Rosensträuchern).

2. Überschwemmung: (PALM 1950 = *Agrilus viridis* L. an Aspe (Populus) in Schweden) — oder Vernässung (schlechte Dränage) des Bodens: (RUNGS & SCHÄFER 1953 = *Agrilus malicola* sp. n. in marokkanischen Apfelbäumen).

3. Der Pilz (*Rhytisma acerinum* L.): (ZIBOLD 1915 = *Agrilus viridis* L. an Ahornbäumen auf der Krym).

4. Verpflanzung von Heistern: (RATZEBURG 1839 und OPEL 1869 = *Agrilus viridis* L. in Buchenheistern in Deutschland).

5. Zuscharfe Säuberungs-Maßnahmen: in Kulturen (CHORBADZHIEV 1927 = *Agrilus communis* Obenb. in bulgarischen Rosen) — oder im Bestand SCHIMITSCHEK 1935 = *Agrilus viridis* L. an Erlen in Österreich).

Vorbeugung und Abwehr

A) Vorbeugende Maßnahmen

Da es sich bei *Agrilus viridis* L. — bei allem vorher Gesagten — um einen ausgesprochenen Sekundär-Schädling handelt, sind vorbeugende Maßnahmen zu seiner Niederhaltung der gegebene Weg. Man hat hier zwischen dem Schadauftreten des Käfers an Alt-Buchen und an Heistern (allgemein: Jungholz) zu unterscheiden.

Was Altbuchenbestände anbetrifft bzw. Buchenstangenhölzer, so sind sie bei standortgemäßer Lage im allgemeinen nicht gefährdet. Lediglich die südlichen Bestandesränder bieten dem Käfer auch in normalen Jahren Angriffspunkte — vorwiegend bei Rinden-Sonnenbrand —, ferner bis zu einem gewissen Grade der Kronen-Bereich, wo einzelne Äste immer wieder von *Viridis* angegangen und zum Absterben gebracht werden können. Im allgemeinen werden geschlossene Buchenstangen- und Alt-Hölzer am richtigen Standort durch ihre natürlichen Abwehrkräfte — Saftdruck und Wundkallus-Bildung, wie in den früheren Kapiteln gezeigt wurde — eine Über-Vermehrung von *Viridis* verhindern.

Folgen mehrere Dürrejahre aufeinander, so können durch die Störung des Wasserhaushalts im Boden selbst geschlossene Buchen-Bestände — ins-

besondere an nicht geeigneten Standorten — sehr geschwächt werden und infolgedessen in ihren Abwehrkräften erheblich nachlassen. Sie werden dadurch natürlich in erhöhtem Maße für ihn brutanfällig.

Auch in solchen Zeiten erfolgt der Angriff des Käfers erfahrungsgemäß meist von der Südseite her oder er macht sich in einer verstärkten Entastung der Kronen bemerkbar.

Wichtigste Vorbeugungsmaßnahme bei der Buche in solchen Krisenjahren ist es zunächst, alles zu vermeiden, was zu einem plötzlichen Aufreißen der bisher geschlossenen Bestände führen kann. Die an den Südrändern vom Käfer angegriffenen Bäume sollten diesem als „Kampfobjekte" überlassen werden. Sie können immerhin sein Vordringen dadurch aufhalten, daß sie ihm mehrere Jahre hindurch Brut-Gelegenheit bieten. Erst zur Zeit ihres Absterbens sollten sie — möglichst schon im Herbst — gefällt und entrindet werden. Die dadurch bloßgelegten Larven und „Vorpuppen" gehen dann größtenteils bereits im Winter zugrunde. Hält die Trocknis nun weiter an, so wird in den Folgejahren der Angriff auf die neuen Südfrontstämme einsetzen, die ihrerseits wieder dem Käfer für einige Jahre Brutmöglichkeit geben und somit die Abwehrfront gegen sein weiteres Vordringen in das Bestandes-Innere bilden. Gegen die in der Kronenregion an Ästen brütenden Käfer empfiehlt es sich nicht, durch Entnahme der ganzen Stämme vorzugehen. Dadurch würden nur Lücken in den geschlossenen Bestand gerissen und für *Viridis* neue Angriffsmöglichkeiten im Bestandes-Inneren geschaffen. Es ist daher richtiger, die einzelnen von *Viridis* befallenen Äste der Kronenregion ihrem Schicksal zu überlassen — selbst dann, wenn es bis zur Wipfeldürre einiger Stämme kommt.

Was die Pflanzung von Buchenheistern anbetrifft, so ist es eine alte Erfahrung forstlicher Praktiker, daß sie immer ein etwas gewagtes Unternehmen bleibt — zumindest dann, wenn sie auf großen Kahlflächen durchgeführt wird. Durch die mit dem Verpflanzen verbundene physiologische Schädigung der Heister bilden diese ein ausgezeichnetes Brutmaterial für *Viridis*. So ist auch im alten Schrifttum der Buchenprachtkäfer vorwiegend als Großschädling für Buchenheisterpflanzungen erwähnt.

Seinetwegen auf das Auspflanzen von Buchenheistern zu verzichten, erscheint jedoch nicht notwendig. Will man aber die Pflanzung von vornherein gegen *Viridis* sichern, so erfordert dies Maßnahmen, die in den Pflanzen nach dem Versetzen einen möglichst hohen Saftdruck erzielen. In diesem Sinne wird sich eine Pflanzung im Herbst — anstatt, wie meist üblich, im Frühjahr — besser bewähren. Dazu ist ferner beim Pflanzen dringend ein starker Rückschnitt der Jungbuchen zu empfehlen (bis auf etwa $^1/_3$), um einen möglichst kräftigen Austrieb der Knospen zu erzwingen (vgl. auch Eckstein 1915, Fürst 1888). Sollte trotzdem ein Brutangriff von *Viridis* auf die verpflanzten Heister erfolgen — was besonders bei langanhaltender Dürre im Frühjahr der Fall sein kann —, dann sind diese baldmöglichst „auf Stock zu setzen" (vgl. Taschenberg 1879) und die von der Brut besetzten Schnittreiser zu vernichten. Grundlegende Voraussetzung für eine erfolgreiche Pflanzung ist natürlich ein Buchengemäßer Standort. Auch wird empfohlen (Felt & Bromley 1931), die Resistenz der Jungpflanzen auf dem Wege über Wachstums-Förderung durch Düngung und Bewässerung zu erhöhen bzw. wieder herzustellen.

Zu den vorbeugenden Maßnahmen gehört auch die Verhinderung einer Verschleppung von mit *Viridis* befallenem Holz. Nach eigenen Untersuchungen kann er in Stammstücken und auch in Astholz als Alt-Larve oder „Vorpuppe" überdauern, um sich später zur gegebenen Zeit darin am neuen Lagerplatz zu verpuppen und dann als Käfer auszuschwärmen.

Da der früheste Schlüpftermin im Anfang April liegt, sollte man den Abtransport befallener Buchenstämme und Astprügel in Gegenden, wo er eine Gefahr für Neu-Infektionen darstellt, möglichst bis Ende März durchgeführt haben. Die befallenen Stämme können auch über diesen Zeitpunkt hinaus im Walde verbleiben — sofern sie im Spätherbst geschlagen und entrindet, das heißt, damit unschädlich gemacht worden sind.

Im übrigen wäre als laufende Überwachungsmaßnahme für die *Viridis*-Population in Buchenbeständen zu empfehlen, während des Sommers ständig die Stämme der Südränder, in erster Linie die Rinden-Sonnenbrand-Streifen, zu überprüfen. Zeigt sich hier eine auffallende Vergrößerung der *Viridis*-Brutzonen, so ist dies ein Anzeichen für die ansteigende Vermehrung der Käfer im Bestande.

B) Direkte Abwehr-Maßnahmen

Bei dem hohen Entwicklungsstand der neuzeitlichen Insektizide war es naheliegend, auch für diese die Möglichkeit und wirtschaftliche Tragbarkeit ihres Einsatzes zur *Agrilus*-Bekämpfung zu prüfen.

Grundsätzlich ergab sich, daß mit systemischen Giften — zumindest bei Buchenheisterpflanzen — dieser Weg beschritten werden kann. Im großen gesehen ist er jedoch nicht gangbar, da beim heutigen Stand der Dinge das Verfahren unwirtschaftlich ist. Ein Schutz der Altbuchen gegen Angriffe — der ebenfalls versucht wurde — verlief ergebnislos.

Es wurden folgende Versuche in dieser Richtung durchgeführt:

1. Äußere Begiftung der Pflanzen

Unabhängig von KAMP (1952) hatte ich im Sommer 1952 versuchsweise zur Abwehr anfliegender Käfer 300 Buchenheisterpflanzen im Versuchsgebiet Grafrath mit „DIDITAN ULTRA" (Schering A.G.) in 0.1- bis 1.0-prozentiger Konzentration begiftet. Beabsichtigt war, durch dieses Kontakt-Insektizid auf DDT-Basis von einer bekannt langen Wirkungsdauer die Ei-Ablage anfliegender *Viridis*-Käfer zu verhindern oder — wo diese doch schon erfolgt sein sollte — die Junglarven beim Versuch des Einbohrens in die Rinde abzutöten. Die Versuchspflanzen wurden dabei mit einer Handspritze tropfnaß gespritzt. Die Wetterlage wurde so gewählt, daß ein rasches Antrocknen der Spritzbrühe möglich war.

Das Ergebnis dieser Versuche war auch bei dafür ungewöhnlich hohen Konzentrationen (3 %), daß die sich auf den begifteten Stämmchen niederlassenden Käfer-Weibchen sehr bald starben — aber zuvor doch noch ihre Eier ablegten. (Dies wurde wiederholt direkt von mir beobachtet.) Bei Auszählung der Eigelege an den Versuchspflanzen — ca. 8 Wochen nach Ansetzen der Versuche — wurden insgesamt über 1000 frische Eiablagen festgestellt gegenüber rund 1300 Eigelegen an den 250 nicht behandelten Vergleichspflanzen. Die aus den Gelegen an den Versuchspflanzen schlüpfenden Eilarven wurden kaum durch den Giftbelag der Rinde abgehalten.

Die begifteten Heister waren schließlich genau so stark befallen und geschädigt wie die nicht begifteten. — Die Rinden-Begiftung mit Suspensionen auf DDT-Basis ist demnach bei Anwendung wirtschaftlich tragbarer Konzentrationen hier erfolglos.

Im Gegensatz zu meinen Erfahrungen will Kamp (1952) (dessen Arbeit zur Zeit meiner Versuche noch nicht veröffentlicht war) bei Rinden-Begiftung mit „GESAROL 50" und „AKTIV GESAROL 50" (0.4 bis 4%) ausgezeichnete Erfolge erzielt haben: An Fangbäumen (gefällten Buchenstämmen) soll sowohl das Schlüpfen der Käfer als auch die Eiablage und das Einbohren der Eilarven erfolgreich verhindert worden sein. Angeblich wurde auch die Fängischkeit der Stämme bei seinem Verfahren erhöht.

An stehenden Altbuchenstämmen und Heisterpflanzen wurde auch versuchsweise eine vorbeugende Rinden-Begiftung mit dem neuen Präparat „MOBE-T" (Firma Merck) durchgeführt, das auf Gamma-Hexan-Basis beruht und dem unter gewissen Voraussetzungen eine Tiefenwirkung zukommt. Die Eiablage konnte in diesem Falle verzögert, aber letzten Endes nicht verhindert werden. Die einbohrenden Eilarven starben nur zum Teil ab. Eine Tiefen-Wirkung des Präparates war weder an Altbuchenrinde noch bei Heisterpflanzen festzustellen. Die bereits in der Rinde befindlichen Larven wurden nur vereinzelt abgetötet und dann, wenn sie in den äußersten Rindenschichten fraßen.

2. Versuche mit innertherapeutischen Mitteln

Für diese Versuche fand das neue Phosphorsäure-Ester-Präparat „SYSTOX" (Bayer A.G.) Verwendung, von dem für verschiedene Insekten-Arten bekannt ist, daß es gute systemische Gift-Wirkung aufweist. Es wurden im Sommer 1952 im Versuchsgebiet insgesamt 52 Buchenheister (mit insgesamt 958 darin überprüften *Viridis*-Larven) begiftet. Zum Vergleich standen 47 unbehandelte Pflanzen (mit zusammen 884 überprüften Larven) zur selben Zeit zur Verfügung. (Danach wurden noch über 200 weitere befallene Heisterpflanzen kontrolliert.)

In der folgenden Tabelle 6 ist die Zusammenstellung der Ergebnisse aller dieser Begiftungsversuche mit „SYSTOX" gebracht:

Ergebnisse der Kontrollen an unbehandelten Buchenheistern des gleichen Standorts (20. 7.—19. 8. 52):

I. 12 Heisterpflanzen mit 364 nur lebenden *Viridis*-Larven

II. 35 Heisterpflanzen mit 500 lebenden und
20 toten (= 4%) *Viridis*-Larven.

Erläuterungen zur Tabelle 6:

Alle inaktiven Tiere in den Puppenwiegen (Larven-Endstadien bis „Vorpuppen") sowie alle Parasiten und parasitierten Larven wurden nicht mitgezählt.

„Häutung = 50%" bedeutet: 50% aller gezählten Tiere befanden sich in (Reaktions-)Häutung.

Die Erkennung der kleinsten Larven und ihres Zustandes war äußerst schwierig. Diese konnten daher nur zum Teil mit ausgewertet werden. Ihre natürliche Mortalität wurde hier ebenfalls nicht mit einbezogen.

Tabelle 6

Innertherapeutische Begiftung von *Agrilus viridis* L. in Buchenheisterpflanzen mit dem systemischen Pflanzen-Schutzmittel „SYSTOX" (= Phosphorsäure-Ester).

Gruppe A:

Nur Wurzel-Begiftung (ohne Berührung oberirdischer Teile) durch mehrmaliges Gießen mit insgesamt 4,5 Liter Emulsion je Heisterpflanze

SYSTOX-Emulsion	Einwirkungs-Dauer (vor Kontrolle	Heister-pflanzen	*Agrilus*-Larven darin: gesamt	lebend	tot	tot	Bemerkungen (Reaktion der lebenden Larven)
Prozent	Tage	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	= %	
0,05	3 (26. 8. — 29. 8.)	1	18	18	0	0	Häutung = 50%
0,05	30 (20. 7. — 19. 8.)	12	359	5	354	98	Begiftung bei sehr trockenem Boden!
0,05	70 (20. 7. — 29. 9.)	12	229	14	215	93	
0,05	30 (26. 8. — 25. 9.)	3	38	6	32	84	Boden nur mäßig feucht
0,04	3 (26. 8. — 29. 8.)	1	14	14	0	0	Häutung = 30%
0,04	30 (26. 8. — 25. 9.)	3	71	61	10	14	„Nischenfraß" und Verkrampfungen
0,03	3 (26. 8. — 29. 8.)	2	43	40	3	7	Häutung = 15%
0,03	30 (26. 8. — 29. 9.)	6	53	20	33	62	Häutungen u. Verkrampfgn.
0,02	3 (26. 8. — 29. 8.)	1	8	8	0	0	ohne sichtbare Reaktion
0,02	30 (26. 8. — 25. 9.)	3	23	17	6	26	Verkrampfgn., Häutungen, „Nischenfraß"

Gruppe B:

Blatt- und Stamm-Begiftung (ohne Berührung der Wurzeln) durch zweimaliges Spritzen (ca. 0,1 Liter je Heisterpflanze)

SYSTOX-Emulsion	Einwirkungs-dauer (vor Kontrolle)	Heister-pflanzen	*Agrilus*-Larven darin: gesamt	lebend	tot	tot	Bemerkungen (Reaktion der lebenden Larven)
Prozent	Tage	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anz.	= %	
0,03	3 (26. 8. — 29. 8.)	2	26	26	0	0	Häutung = 100%!
0,03	30 (26. 8. — 25. 9.)	6	76	74	2	3	Nur wenige Reaktions-häutungen

(Anmerkung: Die Gift-Prozente beziehen sich auf die Volumina)

Außerdem wurden die während der Untersuchung versehentlich getöteten Tiere nicht mit einberechnet (bis zu 40%!).

Zustand der Versuchspflanzen: Verwendet wurden Heister von 100 bis 150 cm Höhe, alle am gleichen Standort (SE-Hang). Sie hatten sehr unter Hitze und Dürre zu leiden. Im August—September hatten einige wieder frisches Laub getrieben, nachdem die ersten Blätter verdorrt waren. Bei Versuchsbeginn war an den gewählten Pflanzen jedoch mindestens schon wieder 60% frisches Laub vorhanden. Die Rinde war sehr trocken, bis Oktober aber schon wieder normal im Saft (woraus sich auch die vor allem anfangs geringe Abwehr-Mortalität unter den *Agrilus*-Larven erklärt).

Der Trockenheitsgrad des Pflanzengewebes hat die Lebensfähigkeit der mittleren und erwachsenen Larven offenbar wenig beeinflußt. Das teilweise Dürrewerden der Äste und Stämmchen kann demnach den Tod der Käfer-Larven in dieser kurzen Zeit kaum bewirkt haben. Sobald die Rinde nämlich sehr eintrocknet, dringen die Larven in den Splint ein und fressen in diesem weiter. In sehr saftarmen Heistern der unbegifteten Kontroll-Gruppen waren fast alle Tiere am Leben und aktiv, wenn auch in der Entwicklung zurückgeblieben.

Boden- und Witterungs-Verhältnisse: Alle Begiftungen wurden bei Hochdruck-Wetterlage — abends — vorgenommen. Am 20. Juli 1952 war alles ausgetrocknet, so daß das Giftwasser wohl maximal durch die Wurzeln aufgesaugt wurde. Am 26. August dagegen war der Boden noch mäßig durchfeuchtet, so daß die Giftwasser-Aufnahme wahrscheinlich nicht so rasch vor sich ging wie nach dem 20. Juli. Beide Male regnete es erst mehrere Tage nach der Begiftung.

Der Befall der Versuchspflanzen durch *Agrilus viridis* L. setzte am 12. Juni ein und dauerte bis September an. Ausgewählt wurden Buchenheister, die mit mindestens drei Eihäufchen belegt waren (mit entsprechend mindestens 18 Eiern). So konnten später in jeder Pflanze mindestens auch 10 Larven (maximal = 54) überprüft werden. Zur Zeit der Begiftung waren Larven vom jüngsten Stadium bis zu 7 mm Körperlänge in der Rinde zu finden, mit Fraßganglängen von 1 bis 92 mm.

Untersuchung und Gift-Wirkung: Die bei der Überprüfung vorgenommene Einstufung der aufgefundenen Tiere in „lebend" oder „tot" war nicht immer leicht, denn sie haben die unangenehme Eigenheit, bis zu Zimmertemperatur regungslos liegenzubleiben. Erst durch Licht- oder Wärmereiz werden sie beweglich. Die durch Giftwirkung betroffenen Larven reagieren meist überhaupt nicht mehr, obgleich ihr Blut im Dorsal-Gefäß noch deutlich sichtbar strömt. Reizung durch Berührung bleibt meistens überhaupt erfolglos.

In den unbegifteten Heistern fand ich bis Ende August 96% aller Larven lebend vor — offensichtlich gesund und aktiv. Sie zeigten keinen anomalen „Nischen"- oder „Plätz-Fraß" und auch keine Reaktionshäutungen wie die vergifteten Tiere. Auch befanden sich keine verkrampften oder geschrumpften Larven unter ihnen.

Die Eiablage selbst scheint durch die Begiftung der Heister mit „SYSTOX" nicht beeinträchtigt zu sein. Es wurden in der Zwischenzeit an begifteten wie an unbehandelten Pflanzen etwa gleich viele Gelege gefunden.

Die in den begifteten Heistern gefundenen Eilarven waren offenbar schon bei der ersten Berührung des „SYSTOX" in der lebenden Rinde verendet. Die Schutzwirkung dieses Mittels hält mit Sicherheit vier Wochen — oft auch länger an. Das dürfte vom jeweiligen physiologischen Zustande der Pflanze abhängig sein. Erst nach sechs Wochen war keine einheitliche Wirkung mehr auf die fressenden Larven zu erkennen. Erwachsene Larven, die ihre Fraßtätigkeit abgeschlossen haben, verhalten sich dem Gift gegenüber indifferent. Dasselbe gilt für „Vorpuppe" und Puppe, die sich in schon weitgehend vom Saftstrom abgeschnittenen Teilen des Gewebes befinden — und ebenso natürlich für die Parasiten innerhalb der Wirtslarven.

Es ist hieraus zu entnehmen, daß die innertherapeutische Wirkungsweise des „SYSTOX" — zumindest bei *Agrilus* — der eines Fraßgiftes gleichkommt. Kontakt-Wirkung scheint nicht vorzuliegen, da sonst auch „Vorpuppen" usw. hätten getroffen werden müssen.

Im Vergleich zur Rinden- und Blatt-Begiftung (Tabelle 6, Gruppe B) mit „SYSTOX", die meistens nur eine vorübergehende Schockwirkung hatte, war die Innen-Begiftung — bei der das Gift auf dem Wege über die Wurzeln Eingang in das Pflanzengewebe fand — erfolgreicher und stets mit Dauerschädigungen der Tiere verbunden. Jedenfalls ist auf diesem Wege der Begiftung (über das Wurzelsystem) mit entsprechend hohen Konzentrationen — und zum rechten Zeitpunkt — die Rettung von Heistern mit Anfangs-Befall durchaus möglich. Im Forstbetrieb wird diese vorerst kostspielige Bekämpfungsmethode allerdings zunächst wohl noch nicht in Frage kommen.

Der Vollständigkeit wegen sei erwähnt, daß im früheren Schrifttum des öfteren eine vorbeugende Schutz-Begiftung mit Präparaten auf Arsen-Basis gegen *Agrilus* empfohlen wurde (wobei an die Fraßwirkung des Arsens beim Reifungsfraß der Käfer [an Buchenlaub] gedacht war: Blei-Arsenat in „Bordeaux-Brühe" = FELT (1935), GARLICK (1940), GLASGOW (1934) — Blei-Arsenat in „Pariser Grün" mit Leim: VASILEV (1928).

3. Die Fangbaum-Methode

Obschon systematische Versuche in dieser Richtung von mir nicht durchgeführt wurden, möchte ich auf Grund einiger Beobachtungen im Grafrather Versuchsgebiete zu den von KAMP (1952) gemachten Angaben kurz Stellung nehmen:

Kranke Buchenrinde am stehenden Stamm wird in jedem Falle von *Viridis*-Käfern angenommen und mit Eihäufchen belegt. An südlichen Bestandsrändern konnte ich feststellen, daß während der Flugzeit gefällte Stämme am Ende der Vegetations- (und Eiablage-)Zeit weniger Eigelege aufwiesen als die stehenden Bäume direkt daneben, die infolge ihrer besonderen Lage ebenso für *Viridis* disponiert und auch gleich stark besonnt waren. Danach dürften liegende Fangstämme keineswegs die Käfer von benachbart stehenden Bäumen abziehen, — sofern diese *Agrilus*-anfällig sind. Von einer Bevorzugung (die KAMP angeblich nachgewiesen haben will) kann also nicht die Rede sein.

In den Beobachtungsgebieten der Schwäbischen Alb scheint nach seinen Berichten (KAMP 1951) die allgemeine Schwächung der fraglichen Bestände bereits ein so kritisches Stadium erreicht gehabt zu haben, daß der Großteil der Buchen nicht mehr als gesund und abwehrkräftig gelten konnte. Für Bestände mit normaler Vitalität und verhältnismäßig wenigen *Agrilus*-

anfälligen Stämmen erscheint mir das Verfahren mit liegenden Fangbäumen aber unzweckmäßig (außerdem ist es sehr kostspielig).

Hier käme in Frage, die erkrankten Bäume zunächst stehenzulassen und zusätzlich zu ringeln, um eine Konzentrierung der Ei-Ablage von *Viridis* darauf zu erzwingen. Diese Stämme würden so als stehende Fangbäume einen großen Teil der Population dieser Käfer in sich aufnehmen. Auch bleiben sie länger fängisch als liegende Stämme und besitzen stehend außerdem eine wesentlich größere wirksame Fang-Oberfläche. Wenn dann vor Beginn der nächsten Flugzeit diese stehenden Bäume als Fangbäume rechtzeitig entfernt (bzw. gefällt und entrindet) werden, ist mit verhältnismäßig wenig Aufwand ein beträchtlicher Teil der Schädlinge ausgeschaltet. Müssen diese Bäume zum Schutze des Gesamt-Bestandes jedoch erhalten bleiben, so wird eine wiederholte Rinden-Begiftung der exponierten gefährdeten Teile mit sehr hochprozentigen DDT-Hexa-Brühen — oder anderen Mitteln — unerläßlich sein.

4. Zur biologischen Bekämpfung

a) Mäuse-Bekämpfung: Zu den vorbeugenden Maßnahmen im weiteren Sinne zählt auch die Bekämpfung der Erdmaus (*Microtus agrestis* L.), die durch ihren Rindenfraß an Heistern und Jungbuchen (wie schon gezeigt, Seite 89) in erheblichem Ausmaße den *Agrilus*-Befall fördern kann.

b) Vogel-Schutz: Verschiedene Meisen-Arten kommen als Vertilger von Eiern des *Agrilus* für dessen Einschränkung in Frage. Da jedoch das Auftreten der *Agrilus*-Eier in eine Zeit reichen Nahrungs-Angebotes für die Meisen fällt, verlieren sie — hinsichtlich der Vernichtung dieser Eier — an Bedeutung.

c) Förderung der Parasiten von *Agrilus:* Die Parasiten wirken sich ihrerseits ebenfalls im Sinne der Erhaltung eines biologischen Gleichgewichtes aus. Eine wirksame Reduzierung der *Viridis*-Population durch sie ist auf Grund ihrer langen Entwicklungszeit (einjährige Generation wie der Wirt!) fragwürdig.

Auch künstliche Massenzuchten oder eigene Schutzmaßnahmen könnten kaum eine Wendung bei einer *Agrilus*-Gradation (innerhalb von Jahren) herbeiführen. Übrigens würde die praktische Durchführung solcher Maßnahmen voraussichtlich mit so erheblichen Kosten verknüpft sein, daß ihre Wirtschaftlichkeit in Frage gestellt wäre.

Burke (1920) hat bei *Agrilus angelicus* (×) an Eiche (in Kalifornien) den Vorschlag gemacht, befallenes *Agrilus*-Material unter engmaschiges Drahtgitter (als „Selektionsgitter") zu legen, das die großen Käfer zurückhalten, den kleineren Schlupfwespen (Parasiten) hingegen ein Passieren gestatten soll.

Ob derartige Maßnahmen zu durchgreifenden Erfolgen führen können, sei dahingestellt — jedenfalls stehen diese in keinem Verhältnis zum Kosten-Aufwand. Den entscheidenden Ausgleich nimmt früher oder später die Natur selbst vor, in diesem Falle auf dem Wege über die Witterung bzw. die Vitalität der Brutpflanzen.

Zusammenfassung

1. Die Merkmale des frischen und des abgewehrten Befalls durch *Agrilus viridis* L. werden nach äußerer Erscheinung und nach Fraßbildern in der Rinde besprochen, — ebenso die Morphologie des Käfers und seiner Entwicklungsstufen. Das Eigelege besitzt einen besonderen Schutzmantel, dem für die Abwehr letaler Sonnen-Einstrahlung und gegen Austrocknung Bedeutung zukommt.

2. Das Gesamt-Verbreitungsgebiet wird an Hand von Literatur-Angaben kartenmäßig dargestellt. Dazu gehört in der Hauptsache Mitteleuropa und Rußland.

3. Massenvermehrungen sind im gesamten Verbreitungsgebiet bei entsprechender Disposition der Brutpflanze möglich. Ist diese durch natürliche Einwirkungen oder künstliche Eingriffe geschaffen, so tritt *Agrilus viridis* L. besonders nach Trocken- und Wärmeperioden unter Umständen in Massen und dann schädlich auf.

4. Eine natürliche Begrenzung des Massenwechsels findet durch relativ hohe Durchschnitts-Niederschläge statt. In Höhenlagen über 800—900 m ü.d.M., die für Bayern gewöhnlich über 900 mm Jahresniederschläge aufweisen, kann *Viridis* noch auftreten, ohne jedoch hier zu Massenvermehrungen gelangen zu können.

5. Der bayerische Teil des Verbreitungsgebietes und seine Massenwechselgebiete werden an Hand von Klimatogrammen nach Klima und Witterung (Temperatur und Niederschlag) wie auch nach Standort-Verhältnissen gekennzeichnet. Die anomale Witterung der letzten Jahre wird — in Verbindung mit Bodenbeschaffenheit, Lage und teilweise auch menschlicher Einwirkung — als entscheidende Ursache für die Disposition der Wirtspflanzen von *Agrilus viridis* L. erkannt und als Auslöser der letzten Gradationen verantwortlich gemacht. Die physiologische Trockenheit über durchlässigen Böden in an sich regenreichen Gebieten begünstigt auf dem Wege über den Brutbaum das Massenauftreten von *Viridis*.

6. Die nach dem Schrifttum und eigenen Erfahrungen in Betracht kommenden Brutpflanzen sind zusammengestellt. Haupt-Brutbaum ist die Rotbuche, deren ökologische Ansprüche kurz beschrieben werden. Das Bestehen einiger Rassen von *Arilus viridis* L., die auf verschiedenen Brutpflanzen leben, ist wahrscheinlich. Die an Rotbuche lebende „Form" ließ sich nicht auf andere Pflanzenarten übertragen.

7. Der Einfluß der Temperaturen auf die Ei-, „Vorpuppen"- und Puppen-Entwicklung wurde im Freiland unter den natürlichen Verhältnissen und in Thermostatenzuchten verfolgt. Die zusammengestellten Entwicklungszeiten wurden nach der BLUNCKschen Temperatursummen-Regel ausgewertet. Für das Freiland, mit den wechselnden Temperaturen, — ergab sich für die „Vorpuppe" ein unterer Temperatur-Schwellenwert der Entwicklung von + 7,8° C, — für konstante Temperaturen in Thermostatenzuchten lag er bei + 14° C. Es wird nachzuweisen versucht, daß die wechselnden Freiland-Temperaturen einen entwicklungsbeschleunigenden Einfluß ausüben.

8. Die Larven werden nach Form und Verhalten dargestellt. Die Anlage der Puppenwiege durch sie wird beschrieben.

9. Die Phänologie des Käfers und seiner Entwicklungsstufen wurde durch eingehende Freiland-Beobachtungen geklärt. Hauptflugzeit ist Juli—August. Die Reifezeit des Käfers vom Schlüpfen bis zur Ei-Ablage währte im Freiland durchschnittlich 14 Tage.

10. Lebensablauf und Verhalten der Käfer werden analysiert und die Disposition der Brutpflanze für die Ei-Ablage erörtert. Vom Käfer wird normalerweise — wie experimentell nachgewiesen werden konnte — nur „krankes", das heißt: in seinem Wasserhaushalt bzw. Stoffwechsel gestörtes Rindengewebe zur Eiablage benutzt.

11. Für die Gesamtentwicklung unter Freiland-Bedingungen ergab sich in der Mehrzahl der überprüften Fälle ein einjähriger Generations-Zyklus. Die Phänologie aller Entwicklungsstufen — nebst Messungen über Larvenwachstum und Fraßganglängen im Ablauf einer Generation — wird unter Berücksichtigung der wirkenden Freiland-Temperaturen dargestellt.

12. Zwischen den *Agrilus*-Larven und ihrem Wirt besteht ein scharfer Existenzkampf. Massenbefall ist für schwache Pflanzen tötlich. Kräftige Pflanzen wehren ihn durch Saftfluß und Wundkallus-Bildung erfolgreich ab. Für Altbuchen ist diese Abwehr unter normalen Witterungsverhältnissen fast stets erfolgreich. Bei ihnen können bis zu 100% der sich einbohrenden *Viridis*-Larven abgetötet werden. Lediglich in sonnenbrandigen Rindenpartien bleibt der Baum bruttauglich und kann hier den Käfer-Befall nicht verhindern.

13. Die Larven können sich bis zu einem gewissen Grade durch die Anlage von Baumsaft-Abflußkanälen („Nischenfraß"), „Zick-Zack"- und Spiral-(Riegel)-Fraßgängen vor der Abwehrreaktion der Wirtspflanze schützen. Die optimalen Feuchtegehalte des Substrates wurden für die verschiedenen Entwicklungsstufen ermittelt.

14. Unter den weiteren die Vermehrung von *Agrilus viridis* L. begrenzenden biotischen Faktoren spielen: Raub-Insekten, Vögel, Schnecken und einige Ento-Parasiten eine gewisse Rolle — ohne jedoch den Gang des Massenwechsels von *Viridis* entscheidend beeinflussen zu können. Es wurden zwei neue Wespenarten (Chalcididae) als Ento-Parasiten festgestellt.

15. Im Klein-Klima der Buchenrinde — das als maßgebender Faktor bei der *Viridis*-Entwicklung für einen vollen Jahreszyklus ermittelt wurde — kommt die entwicklungsfördernde Bedeutung der Süd-Lagen deutlich zum Ausdruck.

16. Auf Grund über einjähriger Freiland-Beobachtungen und Auszählungen wird die Gesamt-Mortalität von Eiern, Larven und Puppen sowie der Käfer von *Agrilus viridis* L. dargestellt.

17. Zur Prognose: Für den Massenwechsel von *Viridis* in den bayerischen Untersuchungsgebieten ergab die Zeit ab Herbst 1952 — mit dem plötzlichen Einsetzen übernormaler Niederschläge (nach lang-anhaltender Trockenheit), durch die die Abwehrkräfte der Brutpflanzen wieder erheblich zunahmen — eine deutlich rückläufige Bewegung der *Viridis*-Population.

18. Zur Bekämpfung: Bei den durchgeführten Versuchen mit chemischen Pflanzenschutzmitteln hat sich ein Phosphorsäure-Ester-Präparat (der Bayer-Werke) als wirksames Innertherapeutikum erwiesen. Die Abwehr der Ei-Ablage bzw. des Einbohrens der Junglarven durch vorbeugende

Rinden-Begiftung mit DDT-Brühen blieb erfolglos. Das für die Praxis der *Viridis*-Bekämpfung in befallenen Heisterpflanzungen geeignetste (und auch wirtschaftlichste) Verfahren bleibt das schon im älteren Schrifttum erwähnte „Auf-Stock-Setzen" der Jungpflanzen.

Summary

1) The characteristics of fresh and healed attacks by Agrilus viridis L. are discussed as regards external appearance and the galleries in the bark, the morphology of the beetle and its developmental stages is also dealt with. The eggs have a special protective case which is important as a defence against lethal solar radiation and against drying out.

2) The whole area of distribution as recorded in the literature is shown on a map. This is mainly central Europe and Russia.

3) Outbreaks are possible over the whole area of distribution if the condition of the host trees is suitable. Whether this condition is produced naturally or artificially, Agrilus viridis occasionally appears in large numbers, particularly after dry and warm periods, and is injurious.

4) A natural limiting of outbreaks occurs with relatively high average rainfall. Viridis can still occur in upland areas over 800—900 m. above sea level which, in Bavaria, generally have an annual rainfall of more than 900 mm. without, however, being able to produce outbreaks.

5) The Bavarian portion of the area of distribution and its outbreak area are defined on the basis of climatograms of temperature and rainfall and also by habitat conditions. The anomalous weather of recent years, together with the nature of the soil, situation and, in part, the effect of humans, is recognized as a decisive reason for the condition of the host trees of A. viridis and held responsible for the last outbreaks. The physiological dryness of permeable soil in intrinsically rainy areas favours outbreaks of virids by way of the host tree.

6) The host trees are listed according to the literature and personal experience. The main host is the red beech, the ecological requirements of which are briefly described. The existence of several races of A. viridis living on different host trees, is probable. The 'form' living on red beech cannot be transferred to other trees.

7) The influence of temperature on egg, 'prepupal' and pupal stages was followed up under natural conditions outdoors and by controlled temperature rearing. The development times given were evaluated according to Blunck's rule of temperature sums. Outdoors, with variable temperature, a lower temperature threshold value of $+7.8^{\circ}$ C was obtained for the 'prepupa', with constant temperature in controlled rearing, this was $+14^{\circ}$ C. It is attempted to show that the variable outdoor temperature exerts an accelerating effect on development.

8) The form and behaviour of the larvae and the construction of the pupal cell are described.

9) The phenology of the beetle and its developmental stages was found out by thorough outdoor observations. The main flight period is July—August. The maturing time of the adults from emergence to oviposition is, outdoors, on the average, 14 days.

10) The duration of life and behaviour of the adults are analysed and the condition of the host tree for oviposition discussed. Normally, as could be proved experimentally, only 'ailing' — i. e. with disturbed water economy or metabolism — bark tissue is used by the beetle for egg laying.

11) Under outdoor conditions, there was a one year generation cycle in the majority of cases studied. The phenology of all developmental stages, in addition to measurements of larval growth and the length of the feeding galleries in the course of a generation, is shown with regard to the prevailing outdoor temperatures.

12) There is a rigorous struggle for existence between the Agrilus larvae and their host trees. A severe attack is fatal for weak trees. Strong trees overcome is successfully by sap flow and wound callus formation. With old beeches, this defence is nearly always successful under normal weather conditions. Up to 100% of the viridis larvae boring into them can be killed by these. The tree only remains fit for breeding in portions of bark burned by the sun and it cannot here upset the beetle attack.

13) The larvae can, to a certain extent, protect themselves from the defensive reaction of the host tree by constructing sap discharge channels ("Nischenfraß"), 'zig-zag' and spiral (annular) feeding galleries. The optimum moisture content of the substrate for the various developmental stages were ascertained.

14) Among the biotic factors which restrict the increase of A. viridis, predatory insects, birds, snails and some endoparasites play a certain part without, however, being able to decisively influence the progress of outbreaks. Two new species of Hymenoptera (Chalcididae) were established as endoparasites.

15) In the micro-climate of beech bark, which was found to be the decisive factor in viridis development for a complete yearly cycle, the development-favouring significance of the south position is of great importance.

16) On the basis of one year outdoor observations and counting, the total mortality of eggs, larvae and pupae, as well as adults, of A. viridis is shown.

17) For prognosis: In the viridis outbreak in the area studied in Bavaria, the period from autumn 1952, with the sudden onset of abnormally high rainfall, after a prolonged drought, because of which the defensive strength of the host trees was considerably increased again, showed a marked decrease in the viridis population.

18) For control: In the tests carried out with chemical plant protection materials, a phosphoric acid ester preparation (from Bayer) proved to be an effective systemic. Protection from egg laying or penetration by young larvae by precautionary bark treatment with DDT was unsuccessful. In practice, the most suitable (and also the most economical) method for viridis control in attacked plantations of young trees is that mentioned in the older literature of 'stock grafting' of young trees.

Literaturverzeichnis

Barbey, A., „Traité D'Entomologie Forrestière", Paris 1925.

Barter, G. W., & Brown, W. J., „On the Identity of *Agrilus anxius* Gory and some allied Species", Quelpin, Ont. 1950. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 38, 1950, S. 273.

BERLESE, A, „Insetti Nocivi Agli Alberi Da Frutto Ed alla Vite", Portici 1900.
BODENHEIMER, F. S., „Über die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insekten-Kalamitäten". Z. a. Ent. **16**, 1930, S. 433—450.
— — „Über die Voraussage der Generationenzahl von Insekten, III", Z. a. Ent. **12**, 1926, S. 91—122.
BÖRNER, C., „Beiträge zum Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten", Arb. an der Biol. Reichsanstalt 10, 404.
BOVEY, P., „Le Bupreste Vert. (*Agrilus viridis* L.) Ravageur du Hetre en Suisse", Mitt. d. Schweiz. Int. Gsft. 1953, Heft 2, S. 152.
— — Briefliche Mitteilung vom 7. 5. 1953.
BOYSEN-JENSEN, P., „Die Stoffproduktion der Pflanzen", Jena 1932, Verlag Gustav Fischer.
BREMER, H., „Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten", Z. a. Ent. **14**, 1929, S. 254—273.
BROHMER, P., „Die Tierwelt Mittel-Europas", **5.** Band, S. 114, Leipzig 1929.
BROOKS, „Bekämpfung von *Chrysobothrys mali* (X)", Farmers Bulletin, US. Dpt. Agr., Wash. D. C. 1919.
BURKE, H. E., „The Pacific Oak Twig Girdler", Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 19, 1921, S. 29.
CHORBADZHIEV, P., „Pests of cultivated Plants in Bulgaria", Sofia 1929, Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 18, 1930, S. 95.
CLÉMENT, A. L., „Les Insectes du Saule", Paris 1916. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 4, 1916, S. 423.
DANIEL, Mc., E. I. „Imported Rose Stem Gindler attack Roses", East Lansing, Mich. (USA) 1931. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, 1932, Vol. 20, S. 408.
DELUCCHI, V., „Neue Chalcidier aus der Familie der *Eulophidae*", Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **27**, 1954.
DÖBNER, „Einige Bemerkungen über schädliche Forstinsekten". Allg. F.- u. Jagd-Ztg. **38**. Jg., 1862.
ECKSTEIN, K., „Technik des Forstschutzes gegen Tiere", S. 95, Berlin 1915.
— — „Das Auftreten forstlich schädlicher Tiere in den Königlich-Preußischen Staatsforsten in den Jahren 1902 bis 1905". Z. F.- u. Jagdwesen, **39**. Jg., 1907, S. 320.
FELT, E. P., „The Imported Shade Tree Insects in 1934", New York 1935. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 25, 1935, S. 161.
— — & BROMLEY, S. W., „Develping Resistance or Tolerance to Insect Attack". Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 19, 1931, S. 486. Geneva, N. Y. 1931.
FROST, „General Entomology", S. 218. London 1942.
FRÜCHTENICHT, „Die Buchenwirtschaft auf Kalkböden". Allg. F.- u. Jagd-Ztg. 1929, S. 185.
v. FÜRST, H., „Illustriertes Forst- und Jagd-Lexikon", S. 123, Berlin 1888.
GARLICK, W. G., „Notes on the Rose Stem Girdler *Agrilus communis* Obenb. var. rubicola Abeille", Orillia, Ont. 1940. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 28, 1940, S. 543.
GÄUMANN, E., „Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres". Ber. d. Schweiz. Botan. Gsft., Bd. **44**, 1925.
GERLACH, E., „Untersuchungen über die Wärmeverhältnisse der Bäume". Leipzig 1929.
GLASGOW, H., „The Feeding Habits of the Sinuate Pear Borer in Relation to Control Practices", Geneva, N. Y. 1934. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 23, 1935, S. 101.
GORIUS, U., „Untersuchungen über den Lärchenbock *Tetropium Gabrieli* Weise, mit besonderer Berücksichtigung seines Massenwechsels". Z. angew. Ent. **38**, 1955.
HENRY, „Atlas D'Entomologie Forrestière". Paris 1892.
HERRICK, G. W., „Insect Ennemies of Shade Trees", S. 327, New York 1935.
v. HEYDEN, L., „Catalog der Coleopteren von Sibirien", S. 90, Berlin 1893.
HIXSON, E., „Variation in the Sucseptibility of Brambles to the Red-Necked Cane Borer, *Agrilus ruficollis* F.", Menasha, Wisc. 1938. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 27, 1939, S. 79.
IHNE, E., „Über die Raumtemperatur unter dem Einfluß der Insolation". Allg. F.- u. Jagd-Ztg.-Suppl. 12, 1884, S. 1.
JANCKE, O., „Bemerkungen zur Lebensweise und Bekämpfung des Birnprachtkäfers (*Agrilus sinuatus* Oliv.)". Anz. f. Schdlgkde. **22**, 1949, Pt. 4, S. 51—57.
JUNK-SCHENKLING, „Coleopterorum Catalogus": Buprestidae II, Bd. VIII, 1936—37, S. 1056—68. Berlin 1926.
KAMP, H. J., „Der Buchenprachtkäfer (*Agrilus viridis* L.) und seine Bekämpfung". Allg. Forst-Z. **6**, Nr. 43, 1951, S. 423.

Kamp, H. J., „Zur Biologie, Epidemiologie und Bekämpfung des Buchenprachtkäfers (*Agrilus viridis* L.)". Stuttgart 1952. Mitt. d. Wttbg. Forstl. Versuchsanstalt, 9, Heft 1, 1952. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, z. Z. Ludwigsburg.
Kangas, E., „Forstentomologische Studien an einigen Laubhölzern". Helsinki 1942. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 34, S. 41.
Koljo, B., „Einiges über die Wärme-Phänomene der Hölzer und Bäume". Forstw. Cbl. 1950, S. 538—550.
Koller, V., „Über Agrilus viridis Kiesew, ein die Erlen verwüstendes Insekt". Wien 1858.
Köppen, „Schädliche Insekten Rußlands", S. 188. St. Petersburg 1880.
Köstler, J., „Waldbau". Berlin 1950, Verlag Paul Parey.
Krenn, K., „Die Bestrahlungsverhältnisse stehender und liegender Stämme". Wiener Allg. F.- u. Jagd-Ztg. 1933, I S. 50 u. II S. 53.
Krogerus, R., „Studien über *Agrilus*-Arten". Helsingfors 1928. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 11, 1923, S. 148.
Lefroy-Maxwell, H., „Indian Insect Life", S. 331. Calcutta 1909.
Leisewitz, W., „Über chitinöse Fortbewegungsapparate einiger (insbesondere fußloser) Insekten-Larven", S. 115. München 1906.
Leonardi, G., „Insetti e loro Parassiti in Italia", S. 322. Portici 1922.
Letzmer, „Käfer Schlesiens", S. 168. Breslau 1871.
Linné, K. (CAROLUS LINNAMUS), „Systema Naturae — Regnum Animale", 10. Aufl., S. 410. Leipzig 1758.
Markgraf, F., „Der Deutsche Buchenwald", Veröfftlg. d. geo-botan. Inst. Rübel in Zürich, Heft 8, 1932.
Martini, E., „Über die Wärme-Summen-Regel". Z. angew. Ent. **11**, 1925, S. 301—305.
— — „Zur Terminologie in der Lehre vom Massenwechsel der Organismen". Z. angew. Ent. **18**, 1931, S. 440—458.
Mathieu, A., „Cours de Zoologie d'École Royale Forrestière", S. 206. Paris 1842.
Mokrzecki, S. A., „*Agrilus foveicollis* Mars. as a Cause of the Decay in the Culture of Roses in Bulgaria". Sofia 1921. Ref. in Bull. o. ent. Res., Vol. 12, 1922, S. 353.
Mutchler, A. J., „Wood-boring Beetles of the Genus *Agrilus* known to occur in New Jersey". Trenton N. J. 1922. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 10, 1922, S. 538.
Nördlinger, S., „Lebensweise von Forstinsekten". S. 6. Stuttgart 1880.
Obenberger, J., „*Agrilus communis* Mokrzecki n. ssp., nebst Bemerkungen über die Agrilen der *Viridis*-Gruppe *(Col.-Buprest.)*". Annales Zoologici Musei Polonici Historiae Naturalis, Tom VI, Heft 3, 1927.
Opel, F. M. E., „Lehrbuch der Forstlichen Zoologie", Wien 1869.
Palm, Th., „Die Holz- und Rinden-Käfer der nordschwedischen Laubbäume". Bispfors 1950. Meddelanden Fraon 40, 2, S. 169.
Panzer, G. W. F., „Insekten Deutschlands": Band Buprestidae, Nürnberg 1797.
Parfentev, V. Ya., „*Zeuzera pyrina* L. in Kamyshin-Sarátov-Region". Leningrad 1937. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 26, 1938, 75.
v. Pavla-Schrank, F., „Fauna Boica" = „Durchdachte Geschichte der in Bayern einheimischen und zahmen Tiere". Nürnberg 1798.
Perris, E., „Larves des Coléptères", S. 147. Paris 1877.
Petri, L., „Übersicht der phytopathologischen Fälle 1929" (in Italien). Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 18, 1930, S. 526. Rom 1930.
Petri, „Siebenbürgens Käferfauna", S. 211. Herrmannstadt 1912.
Polster, H., „Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde". Tharandt 1950.
Portchinsky, I. A., „Eine Übersicht der Verbreitung der schädlichsten Tiere in Rußland im Jahre 1912". St. Petersburg 1913. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. II, 1914, S. 197.
Poskin, J., „Rapport sur les Observations effectués en 1912". Brüssel 1913. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. II, 1914, S. 176.
Rapp, „Käfer Thüringens", **II**, S. 156. Erfurt 1934.
Ratzeburg, J. Th. Chr., „Die Forstinsekten in den Wäldern Preußens". Berlin 1839, S. 10—16, 56, 58—59.
— — „Ichneumoniden der Forstinsekten", Anhang, S. 169. Berlin 1844.
— — „Die Waldverderbnis". S. 360, Berlin 1868.
— — „Die Waldverderber und ihre Feinde". S. 199—201, Berlin 1876.
Reichert, „Rosenschädlinge". Dresden 1935. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 23, 1935, S. 742.
Reitter, E., „Fauna Germanica": „Die Käfer des Deutschen Reiches". III, S. 194, Stuttgart 1911.

RUBNER, K., „Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues", S. 395—405. Berlin 1953.

RUNGS & SCHÄFER, „Un nouvel Ennemi du Pommier cultivé au Maroc", London 1951. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 39, 1951, S. 227.

SAALAS, Uu., „Suomen Metsähyönteiset", S. 231. Helsinki 1949.

SEIDLITZ, G., „Fauna Transsylvanica", S. 173. Königsberg 1891.

SHCHELKANOVTZEV, Ya. P., „Examination to the Injury caused to Oak Wood in the Shipovsk and Tellermanovsk Forrests of the Central Black Soil Zone in the Summer of 1929". Leningrad 1930. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 20, 1932, S. 457.

SHELFORD, V. E., „Laboratory and Field Ecology". London 1929.

SCHAUFUSS, C., „Calwers Käferbuch", **I**, S. 699. Stuttgart 1916.

SCHIMITSCHEK, E., „Forstentomologische und forstschutzliche Untersuchungen aus dem Gebiet von Lunz, II". Cbl. f. d. ges. Forstwesen, Wien, **58**, 1932, Heft 9—10, S. 264.

— — „Forstschädlingsauftreten in Österreich 1927—33". Cbl. f. d. ges. Forstwesen, Wien, **61**, 1935, S. 134, 165 und 209.

— — „Über Krankheitsbegriff, Disposition und Vorbeugung im Forstschutz". Z. angew. Ent. **33**, 1951, S. 18.

SCHMUCKER, Th., „Silvae Orbis", Nr. 4. Berlin 1942.

SCHWARZ, H., „Die klimatischen Bedingungen des besten Gedeihens der Buche in Deutschland", Allg. F.- u. Jagd-Ztg., **109**, 1933 Seite 323.

„Die Waldkrankheiten", S. 149. Berlin 1944. Verlag Paul Parey.

STÄGER, R., „Ein Schädling der Himbeer-Kulturen". Schweiz. Ent. Anz. 1923, Nos. 5—8.

STEPHENS, „BRITISH COLEOPTERA", Seite 173, London 1839.

STRASBURGER, E., „Lehrbuch der Botanik". Jena 1944. Verlag Fischer.

TASCHENBERG, E. L., „Forstwirtschaftliche Insektenkunde", S. 87. Leipzig 1874.

— — „Insektenkunde II", Seite 53. Bremen 1879.

TRÄGAORDH, J., „Sveriges Skogsinsekter", S. 43. Stockholm 1914.

TROLL, W., „Allgemeine Botanik". Stuttgart 1948. Verlag Enke.

TSCHERMAK, L., „Waldbau", S. 166. Wien 1950.

UVAROV, B. P., „Insects and Climate". London 1931.

VASILEV, I. V., „*Agrilus viridis* L. var. fagi Ratz as a Bush Fruits in the Ukraine". Ref. in Rev. o. a. Ent. A. Vol. 17, 1929, Seite 6.

v. VIETINGHOFF-RIESCH & VITÉ, J. P., „Zur Frage der Buchenprachtkäfer-Schäden in NW-Deutschland". Holz-Zbl., Nr. 57, 1952.

WEBER, H., „Lehrbuch der Entomologie". Jena 1933. Verlag Fischer.

WEIDNER, „*Tetrastichus Agrilorum*". In „Bombus" (Zft.) 1939.

WEISS, H. B. „Foreign Pests recently established in New Jersey". Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 4, 1916, S. 198. Concord 1916 (USA).

WELLENSTEIN, G., „Der Buchenprachtkäfer (*Agrilus viridis* L.), ein zur Zeit Besorgnis erregender Schädling". Holz-Zbl. 93, 1951.

WESTHOFF-ANDRÄ, „Käfer Westfalens", S. 157. Bonn 1881.

WIEDEMANN, E., „Die Rotbuche 1931". Mitt. aus Forstwft. und -Wssft. 1932.

WINKLER, H., „Catalogus Coleopterorum reg. palaearcticae", S. 653. Wien 1936.

WÖRNDLE, „Die Käfer von Nord-Tirol", S. 225. Innsbruck 1950.

ZAPPE, M. P., „Miscellaneous Insect Notes", New Haven, Conn. (USA), 1926, Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 14, 1926, Seite 444.

ZIBOLD, F. L., „Aufforstung des Feodoßia-Gebierges" (Krym). Petrograd 1915. Ref. in Rev. o. a. Ent. A, Vol. 3, 1915, S. 544.

ZWÖLFER, W., „Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten": „1. Die Kieferneule (*Panolis flammea* Schiff.). Z. ang. Ent. **17**, 1931, Seite 476—560.

— — „Methoden zur Regulierung von Temperatur und Feuchtigkeit". Z. angew. Ent. **19**, 1932.

— — „Zur Lehre von den Bevölkerungsbewegungen der Insekten". Z. angew. Ent. **19**, 1932, S. 1.

— — Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne (*Lymantria monacha* L.)", Z. angew. Ent. 20, 1933.

— — „Die Temperatur-Abhängigkeit der Nonne (*Lymantria monacha* L.) und ihre bevölkerungs-wissenschaftliche Auswertung". Z. angew. Ent. **21**, 1934, Seite 333—384.

— — „Klima und Nonne". Forstw. Cbl. 1935, Heft 23—24.

Deutscher Wetterdienst in der US-Zone. Bad Kissingen. „Witterungsberichte" — 1946 bis 1953.

Beiträge zur Kenntnis der Ernährungsorgane und Ernährungsbiologie der Termiten

1. Mitteilung: Kauapparat und Nahrungsaufnahme

Von

Hans Schmidt

Mit 10 Abbildungen

Inhalt: Einleitung — Material und Methode — Allgemeines über die Ernährung der Termiten — Bau, Leistung und ernährungsbiologische Bedeutung des Kauapparates — Kopfinnenskelett und Kaumuskulatur — Zusammenfassung — Literaturverzeichnis.

Einleitung

In den folgenden Ausführungen wird der Versuch unternommen, die Ernährungsbiologie der Termiten auf funktionell-morphologischer, ökologischer und sozialbiologischer Grundlage zu untersuchen. Bekanntlich beruht das soziale Gefüge des Termitenstaates auf dem Polymorphismus und auf der Arbeitsteilung. An den verschiedenen sozialbiologischen Tätigkeiten (Fortpflanzung, Ernährung, Brutfürsorge, Nestbau und Nestverteidigung) sind die drei „Kasten": Geschlechtstiere (König und Königin), Arbeiter und Soldaten beteiligt. Das Heranschaffen von Nahrungsmaterial sowie die Verteilung (Verfütterung) von Nahrungsstoffen im sozialen Verband ist eine der wichtigsten Aufgaben, die der „Arbeiterkaste" zukommt. Ist nun eine „echte" Arbeiterkaste nicht vorhanden, so übernehmen die sogenannten Mittel- und Altlarven (z. B. bei den *Calotermitidae*, *Calotermes*) die Ernährungsfunktion.

Die Mitglieder der Arbeiterkaste, also die Arbeiter (= Arbeitstermiten) sollen hier im Hinblick auf ihre ernährungsbiologische Bedeutung zuerst behandelt werden. In der vorliegenden Mitteilung wird der Bauplan und die Funktion der kauenden Mundteile, die bei der Nahrungsaufnahme tätig sind, beschrieben und diskutiert. Als Studienobjekt für diese Untersuchungen wurde die Termitenart *Macrotermes natalensis* Haviland gewählt. Diese Art ist in Afrika (südlich der Sahara im Savannen- und Regenwaldgebiet) verbreitet. Als Material- und Holzzerstörer sind die *Macrotermes*-Arten hinreichend bekannt. Die Kauwerkzeuge der *Macrotermes*-Arbeiter können als Modell für den strukturellen Aufbau des Kauapparates bei den Arbeitern fast aller Termitenarten angesehen werden. Fernerhin wurde die südafrikanische („gräserschneidende") Erntetermite *Hodotermes mossambicus* Hagen sowie die südeuropäische *Reticulitermes* für vergleichend-morphologische und ernährungsbiologische Fragen hinzugezogen.

In der zweiten Mitteilung wird der Vorderdarmabschnitt mit Kropf- und Kaumagen und die Bedeutung dieses Organes für die „mechanische Vorverdauung" behandelt, während in einer dritten Veröffentlichung die

Hinterdarmabschnitte (Gärkammer und Rectalblase) zur Darstellung kommen.

Material und Methode

Das *Macrotermes-* und *Hodotermes*-Material[1]) lag in Alkohol vor. Die Termiten wurden in Celloidin-Paraffin (Methode nach APATHY) eingebettet. Die Alkohol-Fixierung erwies sich für die Anfertigung von histologischen Präparaten bei einer Schnittdecke von 15—20 µ als ausreichend. Gefärbt wurde mit DELAFIELDS Hämatoxylin und MAYERS Hämalaun. Zur Gegenfärbung wurde Kongorot, Chromotrop und Orange G benutzt. Die morphologischen und anatomischen Präparationen erfolgten mit dem Stereomikroskop (Modell ZEISS, HARTMANN-Stativ und LEITZ entomologische Präparierlupe). Die *Reticulitermes (R. lucifugus* Rossi und *R. flavipes* Kollar) für Lebendbeobachtungen stammten aus den Laboratoriumszuchten der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek bei Hamburg.

Allgemeines über die Ernährung der Termiten

Seit ihrer stammesgeschichtlichen Abgliederung von schabenartigen Vorfahren sind die Isopteren (Termiten) vorwiegend an pflanzliche (cellulosehaltige) Nahrung gebunden. Wir können drei ernährungsökologische Gruppen unterscheiden: Humus-, Holz- und Allesfresser. Die Humuserde enthält genügend Nährstoffe in Form von Kohlenhydraten und Eiweiß. Manche rezente Termitenarten *(Apicotermes, Cubitermes, Nasutitermes)* ernähren sich fast nur von Humuserde. Als frühe (ursprüngliche) Termitennahrung müssen wir das Holz — lebendes (feuchtes) und totes (trockenes) — ansehen. Viele Termitenarten nehmen Holz (wobei totes Holz bevorzugt wird) als alleiniges Nahrungsmittel auf. Man findet in der Literatur die Bezeichnung „Feuchtholztermiten" und „Trockenholztermiten". Eine scharfe Grenze zwischen beiden Gruppen läßt sich jedoch nicht ziehen, da es Übergänge und Abstufungen bei den einzelnen Arten gibt. Unter den Feuchtholztermiten gibt es Arten *(Reticulitermes lucifugus),* die in stark durchfeuchtetem (wassergesättigtem) Holz[2]) leben und sich davon ernähren. Die Feuchtholztermiten sind meist Bodentermiten. Sie benötigen eine gewisse Durchfeuchtung ihres Lebensraumes (Nestkammern und Laufwege im Erdboden). Unter den Trockenholztermiten sind ökologische Abstufungen ausgeprägt. Manche Arten *(Calotermes flavicollis)* sind in völlig trockenem (gedarrtem) Holz lebensfähig und benutzen dieses auch als Nahrungsmittel. Wieder andere *Calotermes*-Arten *(Calotermes tectonae* Dammerman in lebenden Teak-Bäumen auf Java) bevorzugen mäßig feuchtes Holz zur Ernährung.

Die holzfressenden Termiten beherbergen im vorderen Abschnitt des Hinterdarmes (Gärkammer) eine reiche Darmfauna (Flagellaten) und Darmflora (Bakterien, Spirochäten, Spirillen). Bestimmte Gruppen von Darmflagellaten sind als Symbionten anzusprechen, da ihre biologische Aufgabe bei der chemischen Spaltung der Holz-(Cellulose)Nahrung experimentell bewiesen ist. Die Holzfresser unter den Termiten verwerten Kohlenhydrate (Traubenzucker) und Proteine. Letztere dürften für die holzfressenden Termiten viel wichtiger sein, als allgemein angenommen wird. Als Eiweißstoffquellen dienen einmal die darmbewohnenden Flagellaten, die tot und lebend (im Mitteldarm durch proteolytische Fermente?) verdaut werden. Zum anderen sollen gewisse Darmbakterien (in *Calotermes flavicollis)* den Luftstickstoff binden können. Dann werden die abgestorbenen Nestgenossen sowie die abgestreiften Körperhäute (Exuvien) verzehrt. Sehr häufig ist Kannibalismus zu beobachten. Ob der Kannibalismus (das An- und Auffressen von kranken, aber auch gesunden Nestbewohnern) als eine normale Erscheinung im Termitenhaushalt zu gelten hat, ist recht fraglich. Vielleicht handelt es sich hierbei mehr um Störungen des Vitaminstoffwechsels (Mangelkrankheit?).

Die allesfressenden Termiten verzehren jedes erreichbare organische Material, sei es tierischer oder pflanzlicher Herkunft. Zu dieser Gruppe gehören beispielsweise die

[1]) Für das Einsammeln des Untersuchungsmaterials danke ich meinem Kollegen und Freund Dr. Fritz ZUMPT, South African Institute for Medical Research, Johannesburg/ South Africa auf das herzlichste.

[2]) Anläßlich einer Unterredung, machte mich Kollege Günther Becker (Berlin-Dahlem) darauf aufmerksam, daß *Reticulitermes* verpilztes Holz bevorzugt befällt. Dies stimmt auch mit meinen Beobachtungen überein. *Reticulitermes* greift aber auch völlig „gesundes" Holz an.

afrikanischen *Macrotermes (Bellicositermes)* sowie viele andere Gattungen der *Termitidae*. Ein Teil der aufgenommenen Nahrung, darunter viel Holz, verläßt in einem schlecht verdauten Zustand den Darm in Form von „Kotbällchen". Sie werden zu mehr oder weniger lockeren und porigen Gebilden in besonderen Nestkammern aufgehäuft. Die Anhäufungen stellen eine Art Nährboden für das Wachstum von Pilzen dar. Die Myzelien, bedingt durch ihren Gehalt an Plasmaeiweiß, Fett und Vitaminen (?), dienen zu allermeist den Junglarven als Nahrung. Die Ernährung durch Nährpilze ließ schon recht früh bei den Termitenforschern die Meinung aufkommen, daß die Termiten diese Pilze „kultivieren", also eine aktive Pilzzucht betreiben. Eine solche „echte" Pilzzucht, wie sie vergleichsweise bei den Blattschneiderameisen (Attinen) und holzbrütenden Käfern (Ipiden) zu beobachten ist, scheint jedoch bei den Termiten nicht vorzukommen.

Innerhalb des sozialen Verbandes, d. h. in der Termitenkolonie, werden die Nahrungsstoffe durch die Arbeiter an die anderen Nestgenossen verfüttert. Die jüngsten und jüngeren Larven sowie meist auch die Ersatzgeschlechtstiere und die fortpflanzungstüchtigen Geschlechtstiere (König und Königin) erhalten (eiweißreiche) Sekrete, die in Speicheldrüsen erzeugt werden (stomodeale Ernährung). Stomodeale Nahrungsstoffe werden auch durch Regurgitation weitergereicht. Hierbei würgen die Arbeiter aus dem Kropf-Kaumagen zerkleinerte („vorverdaute") Nahrungsbröckchen (meist Holzteilchen) hervor und verfüttern sie an andere Arbeiter und ältere Larven. Die Soldaten sind vorwiegend auf Nahrungsstoffe aus dem Hinterdarm (Enddarm, Rectalblase) angewiesen (proctodeale Ernährung). Bei der proctodealen Nahrung handelt es sich um schlecht verdaute Stoffe, die noch genügend Nährkraft besitzen, bis sie durch „Darmpassagen" („soziales Wiederkauen") ernährungsphysiologisch wertlos geworden sind. Manche Termiten sind an eine ganz spezielle Nahrung gebunden, wobei die Arbeiter ausschließlich Baumflechten aufnehmen, oder wieder andere sich nur vom lebenden Gewebe der Rinden-Bast-Schicht ernähren.

Bei dem Vorgang der Ernährung des Termitenstaates fallen also der Arbeiterkaste folgende Aufgaben zu: Einmal verfüttern die Arbeiter Nahrungsstoffe unter sich sowie an andere Nestmitglieder, d. h. an Geschlechtstiere (Ersatzgeschlechtstiere, Nymphen) und Soldaten. Zum anderen obliegt den Arbeitern die Brutpflege, wie Pflege der Eier und Belecken und Füttern der Junglarven. Innerhalb einzelner Familien, Unterfamilien (und auch Arten) hat man Besonderheiten und Abweichungen bei der Ernährung der Larven feststellen können (Noirot 1952).

Bau, Leistung und ernährungsbiologische Bedeutung des Kauapparates

Die Morphologie (Kopfkapsel und Kopfanhänge) und Anatomie (Kopfinnenskelett, Muskulatur) des Kopfes der Termiten haben Basch (1865), Fritz Müller (1874/75), Wasmann (1897), Holmgren (1909) und Bugnion (1914) bearbeitet. Aus neuerer Zeit liegen Veröffentlichungen zur Termitenmorphologie (Kauwerkzeuge mit Verdauungstractus) von Light (1934) und Child (1934) vor. Für das hier behandelte Thema sind in erster Linie die anatomischen Untersuchungen von Holmgren zu diskutieren.

Betrachten wir zuerst die Kopfkapsel von Imago und Arbeiter des *Macrotermes natalensis*. Bei beiden Kasten finden sich in der Form des Kopfes übereinstimmende Kennzeichen: Die occipitale Region ist abgerundet. Die Schläfen- und Wangenpartie ist gewölbt; die Scheitelfläche ist abgeflacht. Blickt man von oben auf die Kopfkapsel, so sieht sie etwa eiförmig aus. Die Occipitalnaht kann als Grenzmarkierung aufgefaßt werden, die die Kapsel in eine stärker chitinisierte Kopf-Oberseite mit Scheitel, Schläfen, Wangen und Hinterhaupt und in eine schwächer chitinisierte Kopf-Unterseite teilt. Ober- und Unterseite sind durch die Occipitalleiste verbunden. Die Kopfunterseite trägt den Kauapparat, der übrige häutige Teil (der die Beschaffenheit einer „derben" Membran aufweist) umschließt das Foramen magnum. Das Schwergewicht der morphologischen Differenzierung des Kopfes von Imago und Arbeiter von

Macrotermes ruht auf den Mundgliedmaßen (und auf der Muskulatur, die sie in Tätigkeit setzt). Ganz besonders kräftig entwickelt sind die Mundgliedmaßen bei den Mitgliedern der Arbeiterkaste. Ich möchte die Mundteile der Arbeiter überhaupt als ein „soziales Arbeitswerkzeug" bezeichnen, das im Nesthaushalt zum Zufassen (Ergreifen) und Kauen (mechanisches Zerkleinern von meist festen Nahrungsstoffen) benutzt wird. Das erste Funktionsmerkmal der Mundwerkzeuge besteht also aus dem Vorgang des Ergreifens und Kauens. Im folgenden Abschnitt werden wir somit die einzelnen Phasen des Kauvorganges zu erörtern haben. Wir beginnen mit der Untersuchung der Mandibeln.

Sollen die Mandibeln in normaler Lage am Tier und frei (also herauspräpariert) mikroskopisch untersucht und in zeichnerischer Wiedergabe festgehalten werden, so hat man zu unterscheiden: a) eine Ansicht „von oben", d. h. von dorsaler Blickrichtung und b) eine Ansicht „von unten", d. h. von ventraler Blickrichtung. Beide Blickrichtungen sind in gleicher Weise für die strukturelle Untersuchung der Mandibeln heranzuziehen, wenn man die spitzen und stumpfen Zähne, Höckerchen und die abgerundeten und scharfen Kanten erkennen will. Auch die Richtung der Beleuchtung (Auflicht!) ist wichtig für die Sichtbarmachung der strukturellen Eigentümlichkeiten der Mandibeln. Durch eine Verschiebung der Auflichtlampe läßt sich auf den herausgelösten Mandibeln die „Licht- und Schatten"-Wirkung verändern, so daß die morphologischen Feinheiten deutlich demonstriert werden können. Weiterhin ist der rechte und der linke Kiefer zu beachten. Beide unterscheiden sich häufig in der Bezahnung. So kann beispielsweise der rechte Kiefer 3 oder 4 Zähne, der linke nur 2 Zähne besitzen. Wenn wir von dem rechten Kiefer (r. K.) und dem linken Kiefer (l. K.) sprechen, so ist damit die Kieferstellung in dorsaler Ansicht gemeint.

Die Arbeiter- und Imagomandibel der Termiten gehört ihrem Bautypus nach zu der omnivoren Mandibelform der Insekten. Die Termitenmandibel besteht aus einer Schneide mit Bezahnung und einem Molarteil mit der Mahlfläche. Schneide und Molarteil bilden den Kaurand, der bei den Arbeitstermiten stark chitinisiert (dunkel pigmentiert) ist. Auffällige Unterschiede an den Mandibelformen sind bei den Arbeitern der einzelnen systematischen Termitengruppen nicht festzustellen. HOLMGREN unterscheidet 4 Grundformen (Bezahnungstypen) von Imago- und Arbeitermandibeln: 1. den *Hodotermes*, 2. den *Leucotermes*, 3. den *Serritermes* und 4. den *Termes*-Typus. An Hand des Bezahnungstypus (Form der Zähne und ihre Lage an der Mandibelplatte) erörtert HOLMGREN und in neuester Zeit auch AHMAD (1950) stammesgeschichtliche Beziehungen zwischen Gattungen und Arten. Systematisch-phylogenetische Überlegungen gehen uns hier weniger an. Uns soll der Bezahnungstypus vor allem im Hinblick auf die Kaufunktion der Mandibeln interessieren. Der mächtig entwickelte Oberkiefer des *Macrotermes*-Arbeiters (Abb. 1) besitzt an der Schneide des linken Kiefers 4 Zähne (Abb. 2 l. K.) und am rechten Kiefer 3 Zähne (Abb. 2 r. K.). Der Molarteil ist verhältnismäßig kurz. Er macht etwa ⅓ des ganzen Kaurandes aus. Daraus kann für die Kaufunktion geschlossen werden, daß die abgenagten Nahrungsbröckchen verhältnismäßig groß sein müssen. Dies ist in der Tat der Fall. Die Mandibeln der omnivoren Arbeitstermiten üben keine mahlende (zerreibende) Wirkung aus. Die Nahrung wird losgeschält oder abgerissen, und die Splitter (z. B. Holzsplitter) gelangen in die Mundhöhle. Eine Zerreibung der Nahrung zu einem „Fraßmehl" erfolgt nicht. Die mikroskopische Durchsicht des Kropf-Kaumagen-Inhalts bestätigt dies. Man findet darin auffällig große Nahrungsteilchen, vor allem Holzsplitter vermengt mit Erde. Auch im Mittel- und Hinterdarm ist die Nahrung noch

„grobkörnig". Die Oberkiefer der omnivoren Termiten sind demnach nur Werkzeuge für eine grobe Zerkleinerung der Nahrung. Betrachtet man die Kiefer in der Ruhestellung am Tier, so wird man erkennen, daß schon morphologisch eine mahlende Tätigkeit der Kiefer kaum möglich sein kann, da die Reibeflächen vom rechten und linken Kiefer nicht aufeinandertreffen. Die Nahrung kann also nur ganz grob zerkleinert werden. Bei den xylophagen Termiten *(Reticulitermes lucifugus* und *R. flavipes)* finden wir ähnliche Verhältnisse. Auch bei *Reticulitermes* sind die Schneiden stärker ausgeprägt als die Molae. Die Bezahnung besteht am rechten Kiefer (Abb. 3 r. K.) aus 5 spitzen Zähnen, am linken Kiefer aus 3 spitzen Zäh-

Abb. 1. *Macrotermes natalensis* (Arbeiter) Kopf von vorne gesehen: Antennenglieder nicht vollzählig eingezeichnet! (gez. H. Schmidt)

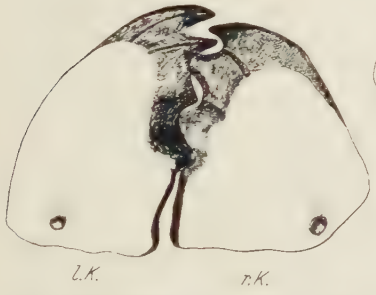

Abb. 2. *Macrotermes natalensis* (Arbeiter) Mandibeln (in der Ruhestellung am Tier) von oben gesehen; siehe Text! (gez. H. Schmidt)

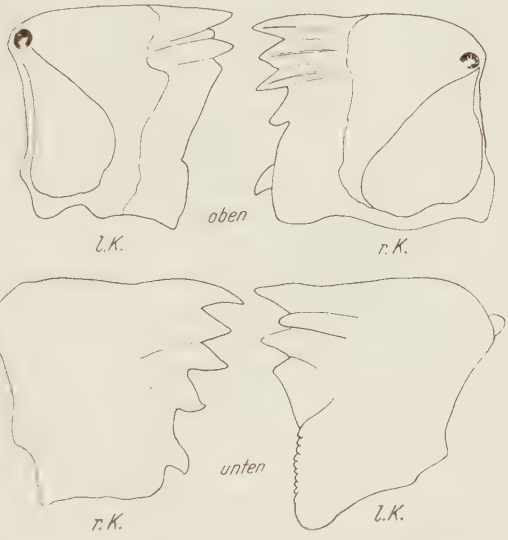

Abb. 3. *Reticulitermes lucifugus* (Arbeiter) Mandibeln von oben und von unten gesehen; siehe Text! (gez. H. Schmidt)

nen. Zwischen dem 1. und 2. Zahn ist ein stumpfer Zahn dazwischengeschoben. Der linke Kiefer trägt (in der Ansicht „von unten") 10 Höckerchen auf dem Molarteil. Die spitze Form der Zähne läßt erkennen, daß die mechanische Beanspruchung der Schneide für harte Materialien nicht geeignet ist. Damit die Oberkiefer harte (strukturell feste) Holznahrung bewältigen können, wird das Holz von den *Reticulitermes*-Arbeitern durch Herantragen von Feuchtigkeit „künstlich weichgemacht". Dies geschieht in der Weise, daß das Holz außen mit feuchter Erde ummantelt und im Innern die Fraßgänge gleichfalls mit Erde „tapeziert" werden. So konnte ich in den von *Reticulitermes flavipes* befallenen Häusern in Hamburg-Altona die Feststellung machen, daß die Miniergänge in den Decken- und Trägerbalken (im Erdgeschoß) reichlich mit Erde ausgefüllt waren. (Aber nicht nur für das Auflockern des Nahrungsholzes wird Feuchtigkeit benötigt. Fast alle *Reticulitermes*-Arten vermögen nur dort zu leben, wo eine hohe Feuchtig-

keit vorhanden ist. Fehlt diese, so sterben [vertrocknen] die Tiere in kurzer Zeit.) Aus dem aufgelockerten Holz gelingt den Oberkiefern das Herausschälen von Splitterchen leichter. Auch die *Reticulitermes*-Mandibeln sind ihrer Struktur nach nicht imstande, das Holz zu zerreiben. Gewiß sind die *Reticulitermes* Holzfresser und Holzverdauer. Zu der ökologischen Gruppe der holzminierenden Termiten gehören sie nicht. Die *Reticulitermes* sind bodenminierende (unterirdisch lebende) Termiten. Vielleicht kann man aus der bodenminierenden Lebensweise die Struktur der *Reticulitermes*-Oberkiefer erklären: die Schneide mit den spitzen Zähnen dürfte zum Fassen und Festhalten von Erdbröckchen geeigneter sein als zum Einschlagen in festes Material. Wie sind nun die Mandibeln der „echten" Holztermiten, z. B. Calotermitiden, beschaffen? Nehmen wir als Beispiel die südeuropäische Art *Calotermes flavicollis*, die ein ausgesprochener Holzminierer (Holzbewohner) und Holzfresser ist. In der Tat sind die Mandibeln von Imago und Larven des *Calotermes flavicollis* zur Holzzerkleinerung bedeutend vorteilhafter eingerichtet. Die *Calotermes*-Oberkiefer lassen sich in gewisser Hinsicht mit den Mandibeln der holzbohrenden Käferlarven[3]) vergleichen. Die Mandibelplatte des rechten und linken

Abb. 4. ***Calotermes flavicollis*** (Ersatzgeschlechtstier) Mandibeln von oben gesehen (gez. H. Schmidt)

Kiefers ist mit stumpfen Zähnen besetzt (Abb. 4 B). Die Molae sind besonders zu beachten! Der Molarteil des linken Kiefers hat die Form einer leicht ausgehöhlten Platte. Diese Platte („Kauplatte") trägt quer verlaufende Chitinleisten (Abb. 4 A). An dem rechten Kiefer ist der Molarteil buckelartig vorgewölbt. In der Ruhestellung trifft die „Kauplatte" des linken Kiefers auf den „Kaubuckel" des rechten Kiefers. Beide Molae

[3]) Unter den „echten" holzminierenden Käferlarven sind die morphologischen Merkmale der Mandibeln keineswegs einheitlich ausgeprägt. So finden wir bei Bockkäferlarven verschiedene „Zahnkonstrukturen". Manches Mal sind die Zähne mehr oder weniger spitz, manches Mal sind es nur stumpfe Höcker. Oder die Schneide ist „zahnlos" und hat die Form eines Löffels mit scharfen Rändern, wie beispielsweise bei der Larve des Hausbockkäfers *(Hylotrupes bajulus* L.). Bei den Vertretern der Familiengruppe *Teredilea (Anobiidae, Bostrychidae* und *Lyctidae)* sind die Schneiden der Oberkiefer (bei den Larven) mehr zu „Reibeflächen" ausgeformt, zwischen denen die Holzteilchen fein zerrieben werden. Solche „reibenden" Mandibeln besitzen die Larven der Lyctuskäfer *(Lyctus linearis* Goeze und *L. brunneus* Steph.). Wie nun die Oberkiefer der Lyctuslarve (und der übrigen Holzbohrer) arbeiten, darüber sind in der Literatur Angaben kaum vorhanden. Nur soviel wissen wir, daß die Lyctuslarven beim Bohren (im trocknen) Holz ein äußerst fein zerriebenes Bohrmehl (Fraßmehl) hinterlassen.

üben wahrscheinlich eine reibende (mahlende) Wirkung aus. Nach meiner Vorstellung gelangen beim Kauakt stets einige von der Schneide losgeschälte Holzteilchen zwischen die Kauleisten der Molae und werden zu kleineren Teilen zerquetscht. Größere und kleinere Holzpartikelchen werden also in den Kropf-Kaumagen befördert. HOLMGREN faßt die Mandibeln der Arbeiter von *Hodotermes spec.* als einen eigenen morphologischen Typus auf. Seine Auffassung dürfte zu Recht bestehen. Die Mandibeln von *Hodotermes mossambicus* (Abb. 5) stellen beispielsweise besonders

Abb. 5. ***Hodotermes mossambicus*** linker Oberkiefer von oben gesehen (gez. H. Schmidt)

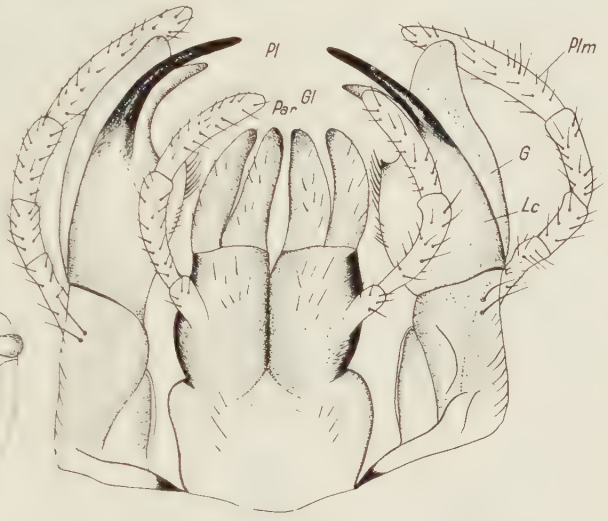

Abb. 6. ***Macrotermes natalensis*** (Arbeiter) Mundteile: Unterkiefer mit I. und II. Maxillen
G = Galea (Haube) Par = Paraglossae (Nebenzungen)
Le = Lacinia Plm = (Maxillartaster)
Gl = Glossae (Zungen) Pl = (Lippentaster)
(gez. H. Schmidt)

stark chitinisierte Platten dar. Auffällig daran ist, daß Zahn- und Molarteil mit „einander verschmelzen". So entsteht eine messerartige Schneide, wie sie sonst bei anderen Termitenarten kaum vorkommt. Bekanntlich schneiden die *Hodotermes*-Arbeiter mit diesen Oberkiefer-„Messern" Gräser, zerkleinern sie und schleppen die Grasstücke in die unterirdischen Nestkammern.

Wir untersuchen jetzt den Unterkiefer von *Macrotermes natalensis*. Seine funktionelle Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme muß hervorgehoben werden. Zur Morphologie des Unterkiefers wäre zu bemerken, daß die ersten Maxillen auf kräftigen Säulen (Stipes) sitzen, an denen die viergliedrigen Maxillartaster eingelenkt sind. Das Charakteristische der ersten Maxillen ist der lange fingerförmige Zahn der Lacinia (Abb. 6), der von der breiten Haube (Galea) überdacht wird. An den zweiten (breiten) Maxillen ist die gut entwickelte Ligula mit Glossae und Paraglossae befestigt. Der Unterlippenboden trägt die dreigliedrigen Labialtaster. Ich möchte die ersten Maxillen als „Hilfsinstrumente" ansehen: wie man mit Daumen und Zeigefinger einen Gegenstand fassen und (wenn er leicht ist) tragen kann, so dürften wohl auch die Lacinia-Zähne die abgenagten Nahrungsbröckchen festhalten. Der Zahn der Lacinia ist meist kurz und kräftig. Bei *Calotermes* und *Reticulitermes* sind bemerkenswerte morphologische Unterschiede nicht zu bemerken (Abb. 7). Bei *Macrotermes* dagegen ist der

Zahn auffällig lang, eine morphologische Erscheinung, die ich funktionell nicht zu deuten vermochte. Die Aufgaben, die die zweiten Maxillen und der Mundhöhlenboden zu erfüllen haben, sind nur dann verständlich zu machen, wenn man sie wie folgt kennzeichnet.

Ihre Tätigkeit kann man ohne Schwierigkeit beobachten. Zu diesem Zweck habe ich die Objektive der Stativlupe (mit langem, verstellbarem Arm) an einen (eigenst hierzu eingerichteten) Beobachtungsbehälter aus Glas mit einer Kolonie von *Reticulitermes lucifugus* herangeführt. So kann man deutlich erkennen, wie die Bewegungen von Oberkiefer und Unterkiefer ausgeführt werden.

An den zweiten Maxillen interessiert besonders der Unterlippenboden. An ihm hängen lappige, häutige Gebilde, die die „Zunge" (Abb. 6) und die „Nebenzungen" genannt werden. Bei Lupenvergrößerung sehen wir, wie der ganze Unterlippenboden zwischen den geöffneten Mandibeln weit vorgeschoben wird. Die Mandibeln schneiden in das Holz ein und schließen sich. Jetzt werden die losgeschabten Holzteilchen von den „Zungenlappen" gegen die geschlossenen Mandibel gedrückt, und zwar vor den Eingang zur Mundhöhle. Die Weiterbeförderung der Nahrungsteilchen in die Mundhöhle und in die Speiseröhre ist Aufgabe des beweglichen Mundhöhlenbodens. Hebt man die Oberlippe hoch und zieht die Mandibeln weit auseinander, so blickt man in die Mundhöhle mit Mundhöhlendach (Epipharynx) und Mundhöhlenboden (Hypopharynx). Der Hypopharynx ist bei *Macrotermes* auffällig groß. Er stellt ein längliches, unpaariges Gebilde dar, mit einer eingedellten Oberfläche, die von zwei Chitinleisten gestützt wird. Die vordere Fläche trägt eine Chitinplatte (Abb. 8). Die mor-

Abb. 7. Unterkiefer (I. Maxille rechts von unten gesehen); links *Calotermes flavicollis*, rechts *Reticulitermes lucifugus* (gez. H. Schmidt)

Abb. 8. *Macrotermes natalensis* (Arbeiter) Hypopharynx; aus der Mundhöhle herauspräpariert (gez. H. Schmidt)

phologische Struktur des Hypopharynx scheint bei den Termiten ziemlich einheitlich zu sein (vgl. Abb. 4a—c bei KALSHOVEN 1930 und Abb. 45 bei WASMANN 1887). Seine Funktion stelle ich mir so vor: die Nahrungsteilchen kommen auf den Hypopharynx, der nun nach hinten zurückgezogen wird bis an die Einmündungsstelle des Oesophagus, dessen Muskulatur preßt die Teilchen in den Kropf-Kaumagen. Darüber wird in der zweiten Mitteilung noch Genaueres berichtet.

Kopfinnenskelett und Kaumuskulatur

In diesem Abschnitt soll auf den Stütz- und Bewegungsapparat der Arbeitermandibeln kurz hingewiesen werden. Für den Arbeiterkopf von *Macrotermes natalensis* ergibt sich folgendes topographisch-anatomische

Bild des Innenskeletts: An den Seitenrändern des Postocciput erstreckt sich das Innenskelett (Tentorium)*) in Form eines zweiarmigen Stützsystems zur Kopfvorderfläche (Abb. 9). An den Postoccipitalleisten verwachsen die hinteren Tentoriumarme zu einem Querbalken. Diese bilden die Tentoriumbrücke. Von der Tentoriumbrücke erstrecken sich die beiden Stützstreben bis zu der Clypeusleiste und verschmelzen mit dieser. Die Ansatzfläche eines jeden Tentoriumarmes mit der Clypeusleiste ist verbreitert und läßt eine leichte Tordierung erkennen. Die Stützstreben sind flach und breit, an den Seitenrändern ausgebuchtet. Sie haben eine doppelte Funktion zu erfüllen: Sie dienen der Festigkeit der Kopfkapsel und stellen mit ihren breiten Flächen die Angriffs-

Abb. 9. *Macrotermes natalensis* (Arbeiter) Blick von unten in die Kopfkapsel mit Kopfinnenskelett (Tentorium) (gez. H. Schmidt)

basis für die Mandibelmuskulatur (Kaumuskulatur) dar. Von besonderer Bedeutung ist das Innenskelett für den Kauakt. Es bietet den kauenden Mundteilen (Mandibeln) gegen Zug und Druck einen kräftigen Widerstand.

Betrachtet man die Kopfkapsel eines *Macrotermes*-Arbeiters unter Lupenvergrößerung, so erkennt man unter der dünnen Chitindecke mächtige Muskelbündel. Sie er-

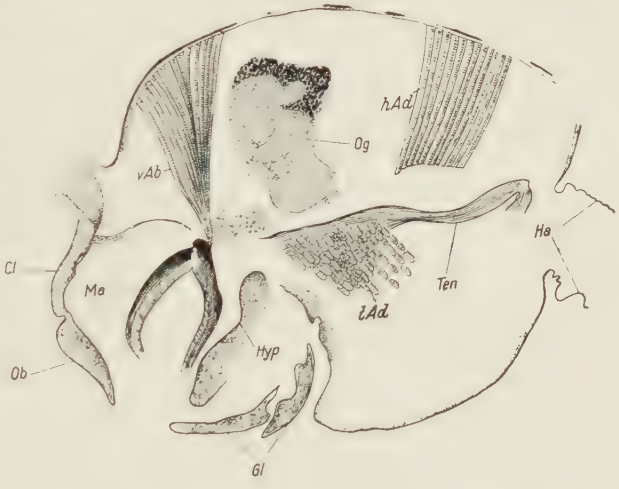

Abb. 10. *Macrotermes natalensis* (Arbeiter) Mikroskopischer Längsschnitt durch die Kopfkapsel

Cl = Clypeus
Ob = Oberlippe
Ma = Mandibel
v Ab = vorderer großer Abduktor
Hyp = Hypopharynx
Gl = Glossae
Og = Oberschlundganglion
h Ad = hinterer großer Adduktor
t Ad = groß. Tentorium-Adduktor
Ten = Tentorium
Ha = Halshaut
(gez. H. Schmidt)

*) Basch (1865) hat an *Termes (Reticulitermes) flavipes* Kollar und Holmgren (1909) an *Eutermes (Nasutitermes) chaquimayensis* Holmgren die Topographie und Morphologie des Termiten-Tentoriums untersucht. Bezüglich der morphologischen Verhältnisse der Muskulatur des Termitenkopfes verdient vor allem die Arbeit von Holmgren und Basch hervorgehoben zu werden. Eine umfassende Bearbeitung der Morphologie des Termitenkopfes *(Macrotermes* und *Reticulitermes)* ist in Angriff genommen worden.

strecken sich von der hinteren Kopfkapsel und verdecken das Gehirn, teils liegen sie an den Wangenflächen. Es hat den Anschein, als ob der ganze Kopfinnenraum mit Mukeln „vollgepackt" ist. Die Präparation der Mandibelmuskulatur erfolgte unter 40%igem Alkohol. Im wesentlichen sind es zwei große Muskeln, die die Mandibeln in Tätigkeit setzen. Ein mächtiger (vorderer) Abduktor-Muskel (Abb. 10) inseriert an der Stirnfläche der Kopfkapsel. Er liegt mit seinen Muskelsträngen vor dem Oberschlundganglion und ist mit einer sehnenartigen Verbindung am Gelenkknopf der Mandibel befestigt. Nach der HOLMGREN'schen Terminologie handelt es sich hierbei um den M. abductor (magnus) mandibulae. Ein mächtiger (hinterer) Adduktor-Muskel erstreckt sich von der Hinterkopfpartie unterhalb und seitwärts des Oberschlundganglions zur Mandibel. Nach HOLMGREN'scher Auffassung ist dies der M. abductor (magnus) mandibulae. Am vorderen Teil (sog. Vorderhörner) des Tentoriums inseriert gleichfalls ein starker Adduktor-Muskel, von BASCH und HOLMGREN als M. adductor brevis mandibulae bezeichnete. Von dieser Insertionsstelle erstrecken sich auch die Abduktoren und Adduktoren, die den Hypopharynx bewegen. Diese hier genannten Muskeln zur Bewegung der Mandibeln des *Macrotermes*-Arbeiters (nach HOLMGREN ist ganz allgemein gesprochen bei den Imagines der Termiten die Mandibelmuskulatur bedeutend schwächer ausgeprägt) ermöglichen deren gewaltige Fraßleistung. Man denke an die Zerstörungen durch Termitenfraß an den verschiedenartigsten — auch sehr harten — Materialien.

Zusammenfassung

Im Rahmen einer Studie über die Ernährungsorgane und Ernährungsbiologie der Termiten werden die Besonderheiten im Bau der Arbeitermandibeln und ihre Leistung bei der Nahrungsaufnahme untersucht. Als Studienobjekt dient vor allem die afrikanische (omnivore) Termitenart *Macrotermes natalensis*. Weiterhin werden für die Untersuchung holzfressende Termiten (*Reticulitermes lucifugus* und *Calotermes flavicollis*) sowie die „gräserschneidende" afrikanische Art *Hodotermes mossambicus* mit herangezogen. Die Bezahnungstypen der Arbeitermandibeln werden bei den untersuchten Termiten beschrieben und im Hinblick auf ihre funktionelle Bedeutung erörtert. Es wird versucht, die Aufgabe, die dem Unterkiefer bei der Aufnahme von Nahrungsteilchen zukommt, zu klären. Abschließend wird auf das Innenskelett (Tentorium) als Stützsystem des Arbeiterkopfes und als Angriffsbasis für die Mandibelmuskulatur hingewiesen. Die Muskeln für die Mandibeltätigkeit werden topographisch-anatomisch gekennzeichnet.

Summary

In the course of work on the feeding organs and feeding biology of termites, the peculiarities in the structure of the worker mandibles and their efficiency in the taking up of food were investigated. The species mainly used for study was the omnivorous African termite, *Macrotermes natalensis*. Wood eating species (*Reticulitermes lucifugus* and *Calotermes flavicollis*) as well as the African grass cutting species, *Hodotermes mossambicus*, were also considered. The dentition of the worker mandibles

is described for the species studied and discussed in the light of its functional significance. An attempt is made to elucidate the function of the maxillae in the taking up of food. Finally, the tentorium is shown to be the support for the worker head and the point of attachment of the mandibular musculature. The muscles controlling mandibular activity are characterized topographically and anatomically.

Literaturverzeichnis

Ahmad, M. (1950): The phylogeny of Termite Genera based on imago-worker mandibles. Bull. Americ. Mus. nat. Hist., **95**, 39—86.

Basch, S. (1865): Untersuchungen über das Skelett und die Muskulatur des Kopfes von *Termes flavipes* Kollar. J. f. wissenschaftl. Zool., 56—75.

Bugnion, E. (1914): Les pièces buccales des Eutermes de Ceylon. Ann. Soc. entomol. de France, Vol. **33**, 351—364.

Coaton, W. G. H. (1947): The Pienaars River complex of wood-cating Termites. J. of Entomol. Soc. South Africa, Vol. **9**, 130—177.

Grassé, P.-P. (1949): Ordre des Isoptères ou Termites. in Traité de Zoologie, Tome IX, 408—544. Masson & Cie, Ed. Paris.

Harris, W. V. (1948): Termites of the Uganda Protectorate. Proc. Royal Entomol. Soc. London, 73—83.

Holmgren, N. (1909): Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Bd. 44, No. 3, Uppsala & Stockholm.

Kalshoven, L. G. E. (1930): De Biologie van de Djatitermiet *(Kalotermes tectonae* Damm). in Verband met zyin Bestrijding. (Bionomics of *(Kalotermes tectonae* Damm. as a base for its control). H. Veenman & Zonen, Wageningen.

Light, S. F. (1934): The external anatomy of Termites. in „Termites and Termite Control", 50—57. Univ. California Press, Berkeley (2. Ed. 1946).

Müller, Fritz (1874): Beiträge zur Kenntnis der Termiten. IV. Die Larven von *Calotermes rugosus* Hag. in Ges. Schriften, I. Bd. (1915) 464—480. Verl. von G. Fischer, Jena.

Noirot, Ch. (1952): Les soins et l'alimentation des jeunes chez les Termites. Ann. des Sciences natur. Zool Sér. **11**, Vol. 14, 405—414.

Schmidt, H. (1949): Der Nahrungshaushalt der Termiten. Anz. f. Schädlingskunde, **22**, H. 9, 140—142.

Schmidt, H. (1953): Ernährung und Ernährungsbeziehungen der sozialen Insekten. Naturw. Rundschau, H. 12, 494—504.

Wasmann, E. (1897): Termiten von Madagaskar und Ostafrika. In Abhandl. d. Senkenberg. naturf. Gesellsch. **21**, H. 1, 137—182.

Referate

Friederichs, K., Die Selbstgestaltung des Lebendigen. (Synoptische Theorie des Lebens als ein Beitrag zu den philosophischen Grundlagen der Naturwissenschaft.) 221 S.; Ernst Reinhardt Verlag, München/Basel 1955, Preis kart. DM 16,—, Lein. DM 18,50.

„Der Sinn wirkt die Dinge." Man erinnert sich an dieses Wort des LAOTSE (in der WILHELM'schen Übertragung), wenn man das neue Buch von FRIEDERICHS zur Hand nimmt, und man möchte es ihm als Leitwort vorangestellt sehen. Denn um Sinn und Wesen des Lebendigen geht es hier letztlich. Es kennzeichnet zugleich den Standpunkt des Verfassers, der vom Denkerischen her und aus der Gesamtschau seiner eigenen reichen Erfahrungen als Biologe und Forscher heraus der Anwendung der üblichen kausal-analytischen Methoden auf die Grundfragen des Lebendigen ablehnend gegenübersteht. Nach diesen „erscheint das Lebewesen als ein Geschöpf der blinden Kausalität, das es in Wirklichkeit durchaus nicht ist. Herauszuarbeiten, wie in ihm die Kausalität aus seinem Wesen heraus ... dem Sinn des Lebensvorganges dient", ist das Anliegen des Buches, dessen Titel „Selbstgestaltung des Lebendigen" dies in knappster Formulierung treffend umreißt.

Das Ergebnis seiner denkerischen Betrachtung gipfelt bei FRIEDERICHS in der Einsicht, daß das Lebendige „Sinngestalt" ist — „Idee, die sich selbst verwirklicht". Wesenhaft für sie ist die „Psyche". Es kommen hier fruchtbare Gedanken der antiken Philosophie (ARISTOTELES) wieder zum Durchbruch, die — noch dem scholastischen Denken des Mittelalters vertraut — in unserer Zeit des cartesianischen Denkens fast in Vergessenheit gerieten.

Eine Grundfrage hätte eingehender Berücksichtigung verdient: Liegen die Hauptschwierigkeiten einer gedanklichen Durcharbeitung des Gegenstandes nicht vielleicht im Bereich unseres Denkens selbst? Die Frage nach Sinn und Wesen des Lebendigen berührt ja im Grunde ein irrationales Problem. Das Denken unserer Zeit jedoch, das wir „logisch" zu nennen pflegen (und für das naturwissenschaftlich orientierte gilt dies besonders), ist im wesentlichen rational-begrifflich eingestellt und auf das Berechenbare ausgerichtet. Muß der Versuch, das Irrationale mit unzulänglichen rationalen Mitteln zu behandeln, nicht von vorneherein fragwürdig bleiben? Auf ähnliches ist von namhaften Denkern unserer Zeit schon hingewiesen worden. —

Daß FRIEDERICHS sein vielseitiges Schaffen auf ökologisch-entomologischem Gebiet zum Vorkämpfer der ganzheitlichen Betrachtungsweise werden ließ (die vom „Sinn" ausgeht), ist bekannt. Er hat sich wie kein anderer darum verdient gemacht. Mit dem vorliegenden Buch versuchte er in tiefschürfender Gedankenarbeit sein Lebenswerk systematisch zu unterbauen. Sie verdient den Dank und die ernsthafte Beachtung jedes Biologen, der im Lebendigen nicht bloß rein Stoffliches sieht. — Z.

Schimitschek, E., Die Bestimmung von Insektenschäden im Walde. 196 S., 290 Abb.; Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin 1955, Preis geb. DM 19,80.

Der forstentomologischen Literatur fehlte bislang ein Werk, das — vom Fraß- oder Schadbild ausgehend — die einwandfreie Bestimmung des Erregers gestattet. Für den forstlichen Praktiker, dem zunächst meist nur Schadbilder begegnen, aber auch für den am Wald und seiner Lebensgeminschaft interessierten Biologen war ein Bestimmungsbuch dieser Art als „erste Hilfe" zur Erkennung und Beurteilung drohender Insektenschäden und als Ergänzung des in Lehr- und Handbüchern niedergelegten Stoffes ein dringendes Bedürfnis. Es ist ein unbestreitbares Verdienst des Verfassers, diesem Mangel durch sein Buch in glücklichster Weise abgeholfen zu haben. Das in der Anlage ganz neuartige Werk enthält den Niederschlag seiner vieljährigen in Österreich gesammelten Erfahrungen auf forstentomologischem Gebiet. Es ist aus der Praxis der Forstentomologie heraus für die Praxis geschrieben.

Sachlich gliedert sich sein Stoff nach Pflanzgarten- und Saatschädlinge, Kultur- und Bestandsschädlinge an Nadelhölzern, Kultur- und Bestandsschädlinge an Laubhölzern, Schädlinge der Weidenkulturen, Schädlinge in gelagertem und verarbeitetem Holz, sowie einer Übersicht forstlich wichtiger Insektenlarven. Jeder dieser Hauptabschnitte umfaßt eine Reihe dichotomischer Bestimmungsschlüssel, die an Hand einfacher und im allgemeinen leicht feststellbarer Merkmale zur Ermittlung des Erregers führen. Eine große Zahl fast durchweg vorzüglicher Original-Abbildungen (für deren Beigabe dem

Verfasser und Verlag besonderer Dank gebührt) weist in Zweifelsfällen den richtigen Weg. Auch „täuschende", als Forstschädlinge indifferente Arten sind berücksichtigt. Drucktechnisch ist das Buch vorbildlich ausgestattet. — Z.

Lees, A. D., The physiology of diapause in arthropods. (Cambr. Monogr. in exp. biol. Vol. 4.) 150 S., 25 Abb.; Cambridge Univ. Press 1955; Preis geb. DM 8,—.

Die als Diapause bezeichnete vorübergehende Unterbrechung der Lebensvorgänge bei Insekten ist nicht nur vom theoretisch-physiologischen, sondern auch vom angewandt-entomologischen Standpunkt aus von besonderem Interesse. Die darüber in den letzten Jahren zumeist über Insekten veröffentlichten Untersuchungen wurden bekanntlich durch eingehende Forschungen von Lees über Milben der Gattung *Metatetranychus* wertvoll ergänzt. Sein Buch ist der erste ernsthafte Versuch, die zahllosen Angaben der Fachliteratur über das Phänomen der Diapause zu sammeln, kritisch zu sichten und monographisch auszuwerten.

Ausgehend von der Unterscheidung einer echten Diapause und der sogenannten „Quiescenz" befassen sich die ersten Abschnitte mit den Hauptfragen der Diapause: dem Einfluß äußerer Bedingungen (wie Photoperiodismus, Temperatur, Nahrung usw.) auf Unterbrechung und Wiederaufnahme der Lebensvorgänge, auf die Rolle des Wasserhaushaltes und die Einstellung des Wachstums. Die letzten vier Abschnitte des Buches dienen der Darstellung der Beziehungen der Diapause des Wirtes zu der seiner Endoparasiten, dem Metabolismus während der Diapause, dem Hormoneinfluß und der „Phänologie der Diapause" (worunter die Zusammenhänge von Lebenszyklus der Nährpflanze mit der Diapause pflanzenfressender Insekten behandelt werden).

Einigen Schlußfolgerungen des Verfassers kann der Ref. nicht ganz zustimmen: so z. B. seiner Unterscheidung von „langtägigem" und „kurztägigem" Diapausetyp. Es handelt sich hier um Fragen, die noch weiterer Forschungen und Diskussionen bedürfen (vgl. Emme, Usp. Sovrem. v. Biol. 35/3, S. 395 ff.). Weiterhin könnte eingewendet werden, daß bei den derzeitigen Lücken unserer Kenntnisse der Eigenschaften und Bedingungen der Diapause es zweckmäßiger gewesen wäre, ihre einzelnen Haupttypen für sich gesondert zu behandeln, anstatt ihre Kennzeichen unter physiologischen Gesichtspunkten zu ordnen. Doch wird diese Schwierigkeit durch ein ausführliches Indexverzeichnis kompensiert. Das Schriftenverzeichnis mit 286 Arbeiten, die — wenn auch unvollständig — selbst in Rußland erschienene Literatur berücksichtigen, zeigt jedenfalls, daß der Verfasser eine gute Übersicht des Problemes besitzt. Sein Buch ist ohne Zweifel ein nützliches Hilfsmittel für jeden, der sich mit der Frage der Diapause befaßt, und darüber hinaus eine wertvolle Informationsquelle für alle Forscher auf entomologischem und allgemein biologischem Gebiet. — V. I. A. Novak, Prag.

Herter, K., Der Temperatursinn der Insekten. 380 S., 130 Abb.; Duncker & Humblot Verlag, Berlin und München 1953, Preis DM 66,—.

Der durch seine zahlreichen Untersuchungen über die „Vorzugstemperatur" der Insekten bekannte Verfasser hat sich dankenswerterweise der Aufgabe unterzogen, im vorliegenden Band alles auf dies Thema bezügliche an eigenen langjährigen Erfahrungen und an den im Fachschrifttum niedergelegten Untersuchungsergebnissen anderer Autoren zusammenzustellen. Da die Wärme als übergeordneter Klimafaktor für das Leben im allgemeinen und das der poikilothermen Organismen im besonderen entscheidende Bedeutung besitzt, kann die „Vorzugstemperatur" der Insekten im Rahmen ökologischer Laboratoriums- und Felduntersuchungen ein wichtiges Hilfsmittel zur Beurteilung des Artverhaltens sein. Ihre Berücksichtigung bei einschlägigen Arbeiten ist um so naheliegender, als die Ermittlung der Vorzugstemperatur, zu deren Versuchstechnik Herter wesentliches beitrug, vergleichsweise einfach durchgeführt werden kann. Sein Buch vermittelt alle Einzelheiten dazu und bringt in einem ausführlichen Schriftenverzeichnis Hinweise auf die einschlägige Literatur. Das Buch ist für jeden mit experimentell-ökologischen Arbeiten Beschäftigten ein wichtiges Nachschlagewerk. - Z.

Annual Review of Entomology, herausgegeben von E. A. Steinhaus und R. F. Smith, Univ. of California, Vol. 1; 1956. 466 S.; Verlag der Ann. Rev. inc., Stanford, Calif., USA, Preis geb. $ 7,50.

Bei der Fülle alljährlich auf entomologischem Gebiet erscheinender Arbeiten — die Herausgeber der Annual Review schätzen sie auf über 4 000! — ist es dem Einzelnen heutzutage nicht mehr möglich, sich über die neuesten Forschungsergebnisse aller Teildiszi-

plinen der Entomologie ständig auf dem laufenden zu halten. Daß die Entomological Society of America und das Herausgebergremium einen gangbaren Ausweg aus diesen Schwierigkeiten suchten, die von Jahr zu Jahr bedenklicher wurden, verdient daher von Seiten aller an entomologischer Forschung interessierter Kreise dankbar anerkannt zu werden. Mit dem neuen Unternehmen, das der 1. Band der Annual Review eröffnet, dem alljährlich weitere folgen sollen, scheint in der Tat eine glückliche Lösung der bestehenden Schwierigkeiten gefunden zu sein: Aus der Feder sachkundiger Spezialforscher werden dem Leser die verschiedensten Teilfragen und Arbeitsgebiete in zusammenfassenden Referaten geboten, die die neue und neueste Literatur kritisch sichten und auswerten. Jedem Referat ist ein Schriftenverzeichnis beigefügt, das die Möglichkeit bietet, von Fall zu Fall auf die zitierte Spezialliteratur zurückzugreifen. Der Plan des Unternehmens sieht die Berücksichtigung aller entomologischer Disziplinen vor. Die Review will daher nicht nur über den neuesten Stand von Problemen der allgemeinen Entomologie unterrichten, sondern besonders auch über aktuelle Fragen des angewandten Sektors. Mit diesem Plan, den auch der vorliegende Band inhaltlich spiegelt, verspricht sie eine ausgezeichnete und wertvolle Ergänzung der bestehenden bibliographischen Hilfsmittel entomologischer Forschung zu werden.

Der vielseitig angelegte, vorliegende Band umfaßt Aufsätze (Titel in freier Übertragung) von Lees (Physiologie und Biochemie der Diapause), Lipke und Fraenkel (Insekten-Ernährung), v. Frisch und Lindauer („Sprache" und Orientierung der Bienen), Hubbell (Geographische Variabilität bei Insekten), Hopkins und Gordon (Widerstandsfähigkeit von Arthropoden gegen Chemikalien), Kearns (Wirkungsweise von Insektiziden), Martin (Chemie der Insektizide), Günther und Bliem (Insektizide Rückstände in pflanzlichem Material), Dethier (Verwitterungsstoffe), Lilly (Bodeninsekten und ihre Bekämpfung), Parkin (Vorratsschädlinge), Braun Jr. (Pflanzenschutzgeräte), Graham (Ökologie der Forstinsekten), Buttler (Fortschritte der Bienenforschung), Smith (Insekten als Überträger pflanzlicher Virosen), Lindsay (Nichtstechende Fliegen und Krankheiten), Fuller (Veterinär- und humanmedizinische Acarologie), Camp (Quarantänefragen), Thompson (Theoretische Grundlagen des natürlichen Gleichgewichtes und der biologischen Bekämpfung), Ripper (Wirkung von Insektiziden auf das Gleichgewicht von Arthropodenpopulationen), sowie Autoren- und Sachregister. — Z.

Mühle, E. und G. Friedrich, Kartei für Pflanzenschutz und Schädlingsbekämpfung; 1. Lieferung; S. Hirzel Verlag, Leipzig 1953, Preis DM 4,— (in Papphülle).

Die vorliegende Kartei ist eine Neubearbeitung der 1942 (mit nur einer Lieferung) erschienenen 1. Auflage. Sie ist nach Anlage und Inhalt im wesentlichen für den Gebrauch der Praktiker, Pflanzenschutztechniker usw. gedacht, wird aber auch den mit Auskünften und Gutachtenerteilung befaßten amtlichen Stellen in einschlägigen Fragen des praktischen Pflanzenschutzes gute Dienste leisten. Der Stoff ist auf losen Karteiblättern nach Schädlingen und Krankheitsarten geordnet. Dabei werden in gedrängter Form, oft stichwortartig, die wichtigsten Erkennungsmerkmale und Krankheitsbilder (bebildert!), Vorkommen und Schadumfang, Lebensweise und Bekämpfung mitgeteilt. Bei letzterer ist jeweils der neueste Stand zugrunde gelegt. Außerdem enthält die Kartei für jede Kulturpflanze eine Tabelle zum Bestimmen ihrer Schädlinge und Krankheiten. Dank ihrer handlichen und übersichtlichen Anlage verspricht die Kartei ein nützliches Hilfsmittel für die praktische Pflanzenschutzarbeit abzugeben. — Z.

Gäbler, H., Tiere an Pappel. (Die Neue Brehm-Bücherei, Heft 160.) 42 S., 38 Abb.; A. Ziemsen Verlag, Wittenberg 1955; Preis brosch. DM 1,50.

Durch den zur Deckung des gesteigerten Nutzholzbedarfes für industrielle Zwecke, seit Kriegsende auch im mitteleuropäischen Raum stark geförderten Anbau der Pappel gewinnt das Problem der Pappelschädlinge hier zusehends an Bedeutung. Die Bestrebungen, auf dem Wege der Züchtung raschwüchsige und besonders ertragreiche Sorten zu gewinnen, dazu ihre plantagenmäßige Kultur haben bereits zu erheblichen Insektenschäden geführt, die vordem in diesem Ausmaß an Pappeln bei uns unbekannt waren. So ist das Erscheinen der vorliegenden Schrift, die eine Zusammenstellung aller vom Verfasser und seinen Mitarbeitern beobachteten Tiere an Pappel und Aspe und Hinweise auf ihre Lebensgewohnheiten enthält, sehr zu begrüßen. Berücksichtigt sind nicht nur bisher bekanntgewordene Schadformen, sondern auch bislang indifferente Arten. Sachlich ist der Inhalt geordnet nach Insekten, Spinnentieren, Vögeln und Säugetieren. Für die Schadformen bringt die Schrift auch knappe Hinweise zur Bekämpfung. — Z.

Vor kurzem erschien:

Verhandlungen der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie e. V.

auf der 13. Mitgliederversammlung zu Berlin vom 6.—8. September 1954

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben von

Dr. G. BECKER, Berlin

145 Seiten mit 71 Abbildungen, broschiert DM 18,—

Abonnenten der Zeitschrift für angewandte Entomologie erhalten einen Rabatt von 20%

Inhalt:

MARTINI, E., Angewandte Entomologie — einst und jetzt.
FRIEDERICHS, K., Parallelen in Schädlingsbekämpfung und Medizin.
SCHNEIDER, F., Beziehungen zwischen Nützlingen und chemischer Schädlingsbekämpfung.
BUTOVITSCH, V., Über einige chronische Forstschädlinge und ihre Bekämpfung (Farbfilm mit Erläuterungen).
HERING, E M., Die Nahrungswahl phytophager Insekten.
GÖRNITZ, K., Fraßauslösende Stoffe für polyphag an Holzgewächsen fressende Raupen.
KANGAS, E., Die Orientierung der rindenbewohnenden Forstschädlinge. Zur Methodik und forstlichen Bedeutung ihrer Untersuchung.
RÜHM, W., Eine neue Bekämpfungsmethode gegen den Riesenbastkäfer (*Dendroctonus micans* Kug.) in Schleswig-Holstein.
FRANZ, J., Erfahrungen bei der Bekämpfung der Roten Kiefernbuschhornblattwespe durch künstliche Virusverbreitung.
KRUEL, W., Der Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.) als Standortsfaktor am Beispiel der derzeitigen Übervermehrung des Schädlings im Gebiete der DDR.
WIEGAND, H., Der Ablauf einer Übervermehrung des Kiefernspinners in Norddeutschland.
VITÈ, J. P., Gegenmaßnahmen gegen *Taeniothrips laricivorus* Krat. und ihre Zweckmäßigkeit.
TEUCHER, G., Die Bedeutung wichtiger einheimischer Feinde der Nadelholzläuse (*Adelgidae*) für deren biologische Bekämpfung.
WACHTENDORF, W., Über die Einsatzmöglichkeiten innertherapeutischer Präparate im Forstschutz.
ZOEBELEIN, G., Waldhonigtau als Insektennahrung.
TEMPLIN, E., Prüfung der Anfälligkeit verschiedener Pappelsorten, -klone und -hybriden gegenüber Schädlingen aus der Insektenwelt.
SCHULZE, B., Grundsätzliches und Kritisches zur Hausbockkäfer-Bekämpfung.
SCHUURMANS-STEKHOVEN, J. H., Foprolin zur Bekämpfung von *Calandra granaria* L.
ZACHER, F., Die abschreckende Wirkung der oberflächenaktiven Pulver.
STELLWAAG-KITTLER, F., Über den Einfluß von Außenfaktoren auf den Reblausbefall.
PLATE, H.-P., Erfahrungen bei der Bekämpfung von Apfelblüten- und Birnenknospenstecher.
MAYER, K., Der Massenwechsel der Rübsenblattwespe *Athalia rosae* L. (*colibri* Crist).
KIRCHBERG, E., Nachkriegsprobleme der Malariabekämpfung in Griechenland unter Verwertung diesjähriger Beobachtungen auf Samos.
MEYER, E., Beobachtungen über den Resistenzgrad von Freilandstämmen der Stubenfliege gegen Insektizide.
ESTHER, H., Über die Wirkstoffverteilung in DDT-Stäubemitteln und ihren Einfluß auf den insektiziden Effekt.
EHRENHARDT, H., Über Methoden der Giftwertbestimmung von Insektiziden.
NOLTE, H.-W., Antibiotika und Insekten.

VERLAG PAUL PAREY / BERLIN UND HAMBURG

Zwei grundlegende Werke der Waldbauliteratur:

WALDBAU

Grundriß und Einführung als Leitfaden zu Vorlesungen über Bestandesdiagnose und Waldtherapie

Von Dr. Dr. J. N. KÜSTLER

o. Prof. d. Forstwissenschaft an der Universität München

2., unveränderte Auflage. 1955. 432 Seiten mit 20 Bildtafeln. In Ganzleinen DM 28.—

„Das vorliegende Waldbauwerk stellt eine wirklich hervorragende Leistung von hohem pädagogischen und praktischen Wert dar, die das waldbauliche Denken und Handeln stark beeinflussen wird."
Zentralblatt für das gesamte Forstwesen, Wien

„Josef Köstlers ‚Waldbau' ist ein einmaliges Buch, ein Dokument des waldbaulichen Wissens der Gegenwart. Es kann nichts daran verbessert werden." *Journal of Forestry, Washington*

„Ich betrachte das Buch als bedeutsamste Errungenschaft forstlichen Schrifttums der Nachkriegszeit, als einen auf der Höhe der Zeit befindlichen Nachfolger allerbester Waldbauliteratur. Wiewohl zunächst nur als Leitfaden für die Studierenden ausgearbeitet, müßte dieses waldbauliche Fortbildungsinstrument ersten Ranges auch allen am Waldbau tätigen Forstwirten verfügbar gemacht werden."
Prof. Dieterich, München

WALDPFLEGE

Waldbauleistungen und Waldgesinnung in süddeutschem Privatwald

Zugleich ein Wegweiser für die Waldbaupraxis

Von Dr. Dr. J. N. KÜSTLER

o. Prof. d. Forstwissenschaft an der Universität München

1953. 204 Seiten mit 75 Bildtafeln, 16 Abbildungen und 23 Tabellen.

In Ganzleinen DM 26.—

„Ein hervorragendes Buch! Frei von jeder waldbaulichen Schablone und Doktrine bringt es beispielhafte Lösungen für die heutigen waldbaulichen Hauptfragen. Es wird hier kein trockener Wissensstoff vermittelt, sondern eine eigenständige Waldbauwissenschaft aus der waldbaulichen Erfahrung heraus entwickelt. Wir empfehlen dieses Buch dem Forstmann und ebenso dem Waldbauern, es ist in hervorragendem Maße für den Praktiker geschrieben."
Badischer Waldbesitzerverband e. V.

„Dem Wert dieses Buches ist die hervorragende Ausstattung in Papier, Druck, Abbildungen und der bei forstlichen Büchern vom Herkömmlichen abweichende, geschmackvolle Einband würdig. Wie bei allen Werken des Verfassers sind die Lichtbilder wieder unübertrefflich; viele sind wahre Kunstwerke." *Holz-Zentralblatt*

„Dieses Buch bedarf keiner Empfehlung. Es ist einfach großartig und gehört in die Hand jedes Forstmannes. Gegenüber den rein technischen Waldbaulehrbüchern verweist der Verfasser auf das Beispiel der persönlichen Anteilnahme des Waldbesitzers, welche den Mut gegeben hat, doktrinäre Wege zu verlassen." *Waldbesitzerverband für Württemberg und Nord-Baden*

VERLAG PAUL PAREY / BERLIN UND HAMBURG

HAMBURG 1, Spitalerstr. 12/III · BERLIN SW 68 (West-Berlin), Lindenstr. 44/47

Verlag: Paul Parey, Berlin SW 68, Lindenstr. 44-47. Herausgeber: Prof. Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52. Printed in Germany. Druck: Lindemann & Lüdecke, Berlin SO 36, Oranienstr. 183. Erscheinungsweise: Jährlich erscheinen etwa 6 – 8 Hefte (4 Hefte = 1 Band). Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des auszugsweisen Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, vorbehalten.